

WILLIAM L. BROWN

W.L. Brown, Jr.

COLLECTION

N. KUSNEZO

LA LEY DE LA DESIGUALDAD DEL DESARROLLO

De ACTA ZOOLOGICA LILLOANA, tomo XXI, págs. 123-251

TUCUMAN
REPÚBLICA ARGENTINA

1967

LA LEY DE LA DESIGUALDAD DEL DESARROLLO

Por NICOLAS KUSNEZOV

ZUSAMMENFASSUNG

Das Gesetz der Ungleichmässigkeit der Entwicklung in der Evolution. — Das Gesetz der Ungleichmässigkeit der Entwicklung ist auf der wissenschaftlich interpretierten empirischen Erfahrung begründet und lautet folgenderweise: "die einzelnen Elemente aller lebendigen funktionellen Systeme erweisen sich als anscheinend voneinander unabhängig und besitzen verschiedene, entweder langsamere oder beschleunigte Evolutionsgeschwindigkeiten."

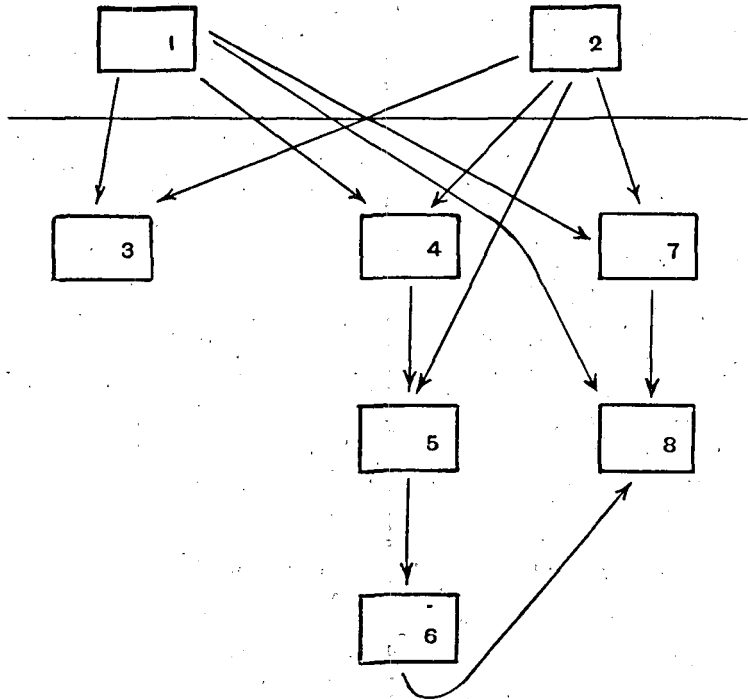
Im Einklang mit der gegenwärtigen Auffassung der Entstehung des Lebens nehmen wir an, dass das Leben auf der Erde mit der Erscheinung der äusserst primitiven Lebensformen begann. Alle anderen entweder mikroskopischen oder makroskopischen Lebenseinheiten stellen *funktionelle Systeme* dar, welche als solche evolutionieren, aber nicht als einfache "Summen" ihrer individuellen Komponenten. Die *allgemeinen* Gesetze der Evolution, darunter das Gesetz der Ungleichmässigkeit der Entwicklung, sollen auf die funktionellen Systeme aller hierarchischen Ordnungen anwendbar sein, d. h. auf die infraorganismische Stufe (Gewebe, Organe), auf die individuelle organismische Stufe, mit ihren ontogenetischen und phylogenetischen Vorgängen, oder so zu sagen, auf das Werden der Organismen, dann auf die biosozialen Einheiten, d. h. auf die Pflanzen- und Tiergemeinschaften, welche aus den individuellen Organismen einer und derselben (infraspezifischen Einheit) oder verschiedener Arten (interspezifische Einheiten) bestehen, und endlich auf die sozialen funktionellen Systeme der menschlichen Gesellschaft.

Auf der organismischen Stufe stimmt der Begriff des funktionellen Systems nicht immer mit dem individuellen Organismus überein. Bei Diptera, zum Beispiel, ist das larvale Stadium von dem imaginalen durch das äusserlich inaktive Puppenstadium scharf getrennt und die funktionell grundverschiedene Larve und Imago zwei innerhalb eines und desselben ontogenetischen Zyklus— eingeschlossene funktionelle Systeme darstellen.

Das folgende Schema veranschaulicht die Stellung des Gesetzes der Ungleichmässigkeit in dem Gefüge der allgemeinen Gesetze der Evolution des Lebens.

A. Die *Mechanismen* der evolutiven Entwicklung.

B. Die *Folgen* dieser Mechanismen.



Die Ziffern bedeuten beziehungsweise:

1. Das Gesetz der Mutation (oder Erbllichkeit im allgemeinen),
2. Das Gesetz der Auswahl (oder Selektion, Koordinierung),
3. Das Gesetz der Ungleichmässigkeit,
4. Das Gesetz der funktionellen Differenzierung,
5. Das Gesetz der Koordinierung der sich differenzierenden Funktionen,
6. Das Gesetz der Integrierung der funktionellen Systeme,
7. Das Gesetz der funktionellen Verbesserung des Lebens,
8. Das Gesetz der Beschleunigung der Evolution.

Näheres über die Gesetze 1-2, 4-8 siehe Kusnezov 1959.

Die Pfeile auf dem Schema bedeuten die Verhältnisse zwischen den Gesetzen. Das Gesetz der Ungleichmässigkeit ist eine natürliche Folge der Richtungslosigkeit der elementären Wechsel der Erbllichkeit.

Das Gesetz der Ungleichmässigkeit der evolutiven Entwicklung hat eine grosse Bedeutung, sowohl für den natürlichen Vorgang der Evolution, wie auch für ein besseres Verständnis dieses Vorganges.

Zusammenfassend können wir folgendes darüber sagen:

1. Das Gesetz der Ungleichmässigkeit stellt eine notwendige Ergänzung für das Gefüge der allgemeinen Gesetze der Evolution dar, und bildet samt den anderen sieben allgemeinen Gesetzen ein einheitliches und gleichzeitig artikuliertes Ganzes, welches die wissenschaftliche Erklärung der Evolution beansprucht.
2. Auf Grund aller verfügbaren Tatsachen können wir die Ungleichmässigkeit der Entwicklung als eine gut bewiesene Erscheinung anerkennen. Die unmittelbare Ursache dieser Erscheinung liegt vor allem in der auch gut bewiesenen Richtungslosigkeit der elementären evolutiven Wechsel, welche das Rohmaterial für die Evolution liefern und als ein Ausdruck der Unregelmässigkeit auf dem zellularen funktionellen Niveau aufgefasst werden können.

Die Unregelmässigkeit selbst erscheint dabei als eine der primären Eigenschaften des Lebens und seiner sowohl temporalen wie auch lokalen, infraorganismischen, organismischen und interorganismischen Erscheinungen.

3. Daraus folgt, dass es überhaupt keine im voraus bestimmten Evolutionsrichtungen und Evolutionsmodi gibt, sondern allemöglichen und jedenfalls durch das genetische Potential entsprechender Lebensseinheiten bedingte individuelle "Initiativen", welche immer durch die sogenannten selektiven Mechanismen probiert werden sollen, um schliesslich entweder zu ihrer Verwirklichung zu kommen, oder eventuell abgewiesen zu werden.

Die selektiven Mechanismen wirken dabei nicht als etwas, was vom Anfang an für das Leben selbst fremd ist, sondern eher als dem Leben eigene, koordinierende Faktoren, welche die ungeordneten elementären Wechsel in Ordnung bringen und auf diese Weise dem fortschreitenden Aufbau des Lebens als einer einheitlichen und gleichzeitig stark differenzierten Erscheinung helfen.

Das Leben funktioniert und evolutioniert als ein einheitliches System, wobei die Tätigkeit der elementären Lebensseinheiten im voraus nicht gehemmt, sondern nur genetisch bedingt ist. Auf diese Weise und auf Grund der Ungleichmässigkeit entstehen die mehr oder weniger komplizierten Teilsysteme, welche, sowie das Leben im Ganzen, einer progressiven funktionellen Verbesserung zustreben.

Der schöpferische Charakter der Evolution steht mit der Ungleichmässigkeit der elementären Wechsel in direktem Zusammenhang.

4. Wir können uns ohne besondere Schwierigkeiten vorstellen, dass durch die Unregelmässigkeit der Entwicklung die inneren Spannungen innerhalb der funktionellen Systeme entstehen, welche

nachdem entweder auf dem Wege der funktionellen rein physiologischen Anpassung ausgeglichen oder mit Hilfe der verfügbaren genetischen Mechanismen und der dadurch entstandenen evolutiven Wechsel gelöst werden können. Der Vorgang selbst kann dabei ganz normalerweise oder mehr oder weniger pathologisch vor sich gehen, — das hängt in jedem Fall von dem Grad der Integrierung der entsprechenden Systeme ab.

5. Dieselben inneren Spannungen, welche durch den differenzierten Dynamismus der einzelnen Komponenten der funktionellen Systemen bedingt sind, wirken als Triebkraft der sozusagen Selbstentwicklung des Lebens, — der Vorgang welcher immer durch die selektiven (oder, besser, koordinierenden) Mechanismen kontrolliert und modelliert ist und in engem Zusammenhang mit den durch die äussere Umgebung geschaffenen Möglichkeiten vor sich geht. Das Leben ist nicht von seiner anorganischen Umgebung trennbar.

La ley se basa en la experiencia empírica y puede expresarse en la siguiente forma, *los componentes individuales de todos los sistemas funcionales vivientes evolucionan en forma desigual y a velocidades distintas.*

Esta ley surge como una consecuencia natural de los mecanismos evolutivos elementales y se halla en relación directa con el carácter desordenado de las mutaciones.

Tiene carácter realmente universal y se refiere tanto a la evolución de las estructuras, como a las funciones en relación con las mismas, al comportamiento individual de los organismos, al desarrollo de las formas de vida especializada, etc. La evolución *no* es evidentemente un proceso "lineal", como se la interpretó a veces en la segunda mitad del siglo pasado (tal interpretación sobrevive todavía en ciertos círculos) sino algo muy distinto de nuestros esquemas preconcebidos.

No existe paralelismo en el desarrollo de los distintos caracteres, sino que se comportan como si fueran *independientes* unos de otros, aunque al mismo tiempo cada organismo representa una unidad funcional y todas sus partes actúan en conjunto.

Uno de los ejemplos más demostrativos lo representa la especie humana en su aspecto anatómico, pues el desarrollo muy avanzado del cerebro, cuyas funciones ponen al hombre fuera del mundo animal, está en aparente contradicción con

la mano que tiene estructura muy primitiva en comparación con las extremidades respectivas de la vaca, caballo o cerdo. Al mismo tiempo esta combinación de un cerebro muy evolucionado con una mano primitiva resulta muy ventajosa desde el punto de vista funcional y permite al hombre hacer distintos tipos de trabajo manual (hachar, cavar, escribir, gesticular; pintar cuadros etc.), lo que no sucedería con una extremidad muy especializada.

La aparición de tales combinaciones aparentemente contradictorias y en realidad muy positivas desde el punto de vista funcional se explica bien por los motivos evolutivos ya conocidos. Los cambios evolutivos de la herencia (mutaciones) representan "iniciativas evolutivas" que pasan luego a la "aprobación" de los mecanismos selectivos y así es como se forman sistemas vivientes coherentes que pueden funcionar eficientemente y perfeccionarse progresivamente en el transcurso de su evolución ulterior por la acción permanente de los mecanismos evolutivos naturales.

Hablando metafóricamente, la naturaleza no se preocupa mucho de las *formas* como tales, sino que tiende espontáneamente a formar por vía evolutiva las combinaciones que pueden funcionar en determinadas condiciones, valiéndose en cada caso de los elementos *genéticamente disponibles*, es decir actuando en base a los genotipos formados a través del proceso histórico. Lo sustancial es originar los sistemas vivientes internamente coherentes como unidades funcionales, y, en el caso de los sistemas organísmicos que puedan continuar la cadena ininterrumpida de las generaciones consecutivas. La evolución somática de estos organísmicos no es muy importante, como lo demuestran algunos animales que visiblemente no han evolucionado desde la era paleozoica. Lo más importante es hallar su lugar propio dentro del conjunto natural, su "nicho ecológico" como se ha llamado para poder sobrevivir y seguir existiendo. El mismo sentido tienen las plantas de origen muy antiguo que sin embargo viven todavía conservando gran similitud estructural con sus parientes de la era paleozoica. Tal es, por ejemplo el caso de las *Psilotaceae* (géneros *Psilotum*, *Tmesipteris*), que representan una rama lateral de las *Lycopodiales*

(los *Lycopodium* de la época actual, comunes en los lugares húmedos).

Observación: Un nicho ecológico no es algo obligatoriamente espacial, un determinado lugar que pueda ser ocupado por un organismo, significa más bien la oportunidad de ubicarse dentro de un sistema de orden superior. Así, por ejemplo, un nicho ecológico existe en potencia para las hormigas parásitas sociales en cualquier nido de hormigas y se realiza prácticamente recién, al aparecer las mismas hormigas parásitas sociales.

Este fenómeno es tan importante que W. Ludwig (1959) lo pone entre los cinco factores de la evolución al lado de la mutación, la selección, la casualidad y el aislamiento.

La modernización de la vida no se realiza mediante la sustitución de los elementos más antiguos por los más modernos, aunque en parte es así, sino por la incorporación de las innovaciones evolutivas a los sistemas ya existentes, por la reestructuración evolutiva de tales sistemas y la conservación de todo lo que resulta conveniente en las nuevas condiciones.

El mismo fenómeno lo encontramos por efecto de las mismas leyes generales en la evolución de los artefactos hechos por el hombre. W. Ludwig (1959, p. 700), menciona al automóvil, que se ha desarrollado a partir del carro tirado por un caballo, sustituido por el motor que fue colocado por tradición en la parte delantera del vehículo. Las ruedas son también un elemento muy antiguo, que sin embargo se logró combinar con el motor originando un vehículo de mayor eficiencia con respecto al carro de la época anterior.

El desarrollo ulterior del automóvil primitivo guarda en principio gran similitud con el desarrollo de una estirpe de organismos diferenciándose el modelo originario en varios tipos secundarios de acuerdo con su función (camiones, jeeps, ómnibus, etc.), y estos últimos por su parte en subtipos, tales como coches abiertos y cerrados, corrientes y de lujo, pequeños y grandes etc., ocupando cada uno su propio "nicho ecológico".

Esta similitud en el desarrollo no es simple coincidencia accidental, sino la consecuencia de la acción de las mismas leyes generales del desarrollo histórico de la vida.

Aún el invento del automóvil sin ruedas no contradice a las leyes de la evolución porque en este caso se trata de lo que W. Ludwig, citado más arriba, llama “Schlüsselmutation”, es decir la “mutación-clave”, la cual, hablando en forma figurada origina un nuevo nicho. Las mutaciones aparecen sin ninguna relación con la función ulterior de los productos de estas mutaciones y en algún momento debería aparecer la “mutación” que permitiera sustituir la rueda tradicional por un dispositivo distinto y este dispositivo muy distinto se incorporaría a la estructura ya elaborada anteriormente contribuyendo así, a la evolución del vehículo.

LOS HECHOS COMPROBATORIOS *

Los hechos que sirven de base a la ley de la desigualdad del desarrollo son conocidos ya hace tiempo, en lo que a las estructuras morfológicas se refiere. Lo que H. F. Nierstrasz llama evolución entrecruzada (*évolution entrecroisée*, 1935), le corresponde con la reticulación de W. B. Turrill (*reticulation* 1950) y con el desarrollo en mosaico de G. Heberer (*Mosaikentwicklung*, 1959).

Generalizando podemos decir que cada sistema funcional se compone de elementos individuales, algunos primitivos y otros secundarios y que no existen sistemas o totalmente secundarios o totalmente primitivos. Cada organismo representa una combinación de caracteres primitivos y secundarios. Este fenómeno se observa en todas partes y en todos los niveles de la organización de la vida (organísmico, biosocial y social).

(*) La desigualdad del desarrollo comienza con los genes. Los estudios del bacteriófago, han demostrado que la frecuencia de las mutaciones espontáneas, no está distribuida uniformemente a lo largo de la única molécula del ácido desoxiribonucleico, equivalente a un cromosoma, o más bien, a lo largo de su parte relacionada con la clase de mutaciones de tipo rII, sino que en los casos observados la cantidad de mutaciones para un mismo sitio varía entre una y 316 (lo último en el segmento denominado B4 b1). La aplicación de las sustancias, reveló el mismo fenómeno: los sitios de mayor frecuencia de las mutaciones espontáneas, reaccionan ordinariamente en forma similar, aunque cuantitativamente distinta y con variaciones individuales de cada factor mutágeno.

Este hecho es muy importante sugiriendo que dentro del genotipo, existen tanto partes vamos a decir flexibles, fácilmente mutables, como las partes relativamente rígidas. De aquí surge la posibilidad de la mutabilidad “canalizada” en ciertos sentidos, la posibilidad de ciertas “cadenas de mutaciones”, lo que permite admitir tanto lo que se llama la evolución explosiva, como ciertas tendencias ortogenéticas. (Benzer, 1962).

En todo sistema funcional encontramos tanto elementos más o menos primitivos, en parte anticuados y ya en vías de desaparición, como elementos modernos, algunos todavía insignificantes en apariencia y sin embargo con amplias perspectivas en su progresivo desarrollo ulterior.

Nierstrasz (1935) se refiere en su trabajo, a los *Crustáceos*, constatando que cada animal muestra una mezcla de caracteres primitivos y secundarios. Los estudios morfológicos junto con los datos de la paleontología, permitieron llegar a ciertos conceptos con respecto a las tendencias evolutivas de las estructuras. Se observa ciertas tendencias progresivas, como son por ejemplo, la reducción de los elementos homónomos dentro de una estructura (cantidad de metámeros, cantidad de artejos de las extremidades o palpos, etc.), diferenciación morfológica de estas estructuras, etc. Partiendo de estas tendencias generales se puede valorar las estructuras morfológicas de cualquier grupo particular con enfoque evolutivo.

Los animales del grupo *Branchiopoda* cuyo cuerpo se compone de unos 41-42 metámeros podrían ser considerados en base a este carácter como los *Crustáceos* más primitivos. Sin embargo, tal interpretación, aunque aparentemente corroborada por la ausencia de gnatopodos, por el sistema circulatorio tubular y por el sistema nervioso no concentrado, se halla en contradicción con la presencia de extremidades (filópodos) de tipo secundario, las cuales, según la idea de Nierstrasz, permitirían por sí solos colocar a los *Branchiopoda* dentro del sistema natural de *Crustacea* por encima de otros grupos, tales como *Decapoda*, *Copepoda*, *Isopoda*, lo que no se contradice con el grado de concentración de sus metámeros.

Los cangrejos del grupo de los *Decapoda*, que es un grupo con una mayor concentración de metámeros, tienen otros caracteres en parte primitivos (sistema nervioso no concentrado) en parte secundarios (sistema circulatorio bien desarrollado). Otro grupo de los *Crustáceos* el de los *Leptostraca*, presenta una organización interna enteramente primitiva, mientras que sus apéndices presentan caracteres secundarios que en comparación podrían ser considerados inferiores tan solo de los *Branchiopoda*.

Algo parecido se observa en otros grupos, con sistemas de órganos que muestran la presencia de caracteres primitivos y secundarios distribuidos en forma irregular.

Basándose en tales datos Nierstrasz, niega hasta la posibilidad de construir un “árbol filogenético” que corresponda a la realidad. El dice que un grupo sistemático como el de los *Crustacea* puede compararse con un tejido tridimensional cuyos hilos representen distintas líneas de desarrollo. La estructura de este tejido tridimensional resulta muy complicada, de modo que alrededor del hilo conductor —en el caso de los *Crustacea* este hilo conductor es la concentración de los metámeros—, se enredan otros hilos, en gran cantidad, en muchas direcciones y en forma muy complicada.

W. B. Turrill (1950) expresó ideas similares con respecto al mundo vegetal. En las plantas superiores - *Angiospermas* los caracteres primitivos y derivados forman un mosaico tan complicado que resulta imposible determinar con cierta precisión las relaciones de parentesco entre varios grupos y sólo en rasgos generales se puede sacar conclusiones con respecto al nivel de la organización morfológica. (Mägdefrau, 1959).

Algunos vertebrados fósiles presentan combinaciones singulares de caracteres morfológicos, que no permiten colocarlos dentro de ninguno de los mayores grupos actuales, como son peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Así, por ejemplo, el animal llamado *Ichthyostega*, cuyos restos han sido encontrados en el devónico superior de Groenlandia, muestra, como lo sugiere el nombre mismo, una combinación de caracteres de pez por un lado (por ejemplo, las aletas) y de anfibio por el otro (cuatro patas de cinco dedos cada una). (Jarvik 1955). Otro animal raro es la *Seymouria* delfín de la era paleozoica, que reúne caracteres de anfibio y reptil de tal forma que no se lo puede colocar con seguridad en ningunos de estos dos grupos basándose en las estructuras de su esqueleto. Como lo observó Remane (1959, p. 408), la solución podría darla la anatomía de sus larvas. La existencia de larvas con branquias permitiría considerar a *Seymouria*, como un anfibio, aunque este carácter tampoco tendría valor decisivo. Evidentemente no existen límites netos entre grupos vecinos, al contemplarlos con enfoque evolutivo.

El famoso *Archaeopterix* de los fines de la era mesozoica muestra según Heberer, un panorama casi ideal de mosaico estructural. Reúne caracteres de reptil y ave, junto a otros caracteres estructurales presenta dentadura de reptil y plumas de ave. Según Gross (1956), no hay dificultad en aceptar que los antecesores de *Archaeopterix*, han sido animales trepadores arborícolas, con aspecto de lagarto, que ya poseían plumas pero no tenían todavía alas y no podían volar. (Beer de, 1954).

El límite entre los reptiles y los mamíferos tampoco está claro y los restos fósiles de los elementos de esqueleto no permiten trazar una línea divisoria entre estos dos grupos.

Por su parte, los *Monotremata* actuales como son el ornitorrinco y el equidna (*Echidna*) reúnen en su organización los caracteres de ave y mamífero, son ovíparos, carecen de dentadura y sin embargo tienen pelos y en varios sentidos se acercan a los *Marsupiales*.

G. Heberer (1959) usa lo referente al mosaico estructural para fundamentar su propia teoría de la *tipogénesis aditiva* (Theorie der additiven Typogenese). De acuerdo con esta teoría los saltos bruscos que conducen a la aparición repentina de nuevos grupos sistemáticos (tipos) *no existen* en la naturaleza, así como no existe lo que suele llamarse macro o mega-evolución, es decir, un proceso evolutivo que se realiza con la participación de mecanismos distintos de los hereditarios estudiados por la genética.

Lo que existe, es precisamente el desarrollo en mosaico, cuando los caracteres de nuevos grupos sistemáticos aparecen uno por uno y no en conjunto, ni tampoco en su totalidad. La existencia de mosaicos estructurales sirve de argumento en favor de la idea de que los distintos caracteres estructurales (así como los caracteres funcionales) evolucionan por separado con velocidad propia, lenta o acelerada, y siempre desigual. Esto es lo que llamamos la desigualdad del desarrollo.

Esta idea se halla en perfecta concordancia con los resultados de las investigaciones genéticas. Aunque un genotipo no es una simple suma de sus componentes elementales (genes), sino un sistema hereditario integrado a través de la

evolución, estas unidades elementales de la herencia pueden actuar tanto en conjunto como por separado. Los distintos caracteres se manifiestan a menudo como aparentemente independientes, y además, —lo que es muy importante— los cambios hereditarios tanto los espontáneos como los inducidos por ciertas sustancias mutagénicas, aparecen siempre en forma desordenada y no manifiestan ninguna orientación determinada. En este sentido, son, como suele decirse a menudo (aunque no muy correctamente), casuales y no pueden ser interpretados como manifestaciones de la adaptación directa a las condiciones del ambiente, son más bien “iniciativas evolutivas”, que para poder realizarse e incorporarse a la constitución hereditaria deben pasar por los procesos coordinadores de lo que se llama selección.

Observación: La palabra *aditivo* en la exposición de Heberer puede ser engañosa por sugerir la posibilidad de interpretarla en el sentido de la simple sumación mecánica, mientras que en realidad, se trata precisamente de la *incorporación* de los elementos nuevos al sistema ya existente, es decir, de la reestructuración evolutiva de este sistema.

La tendencia de separar las mutaciones habituales con efectos fenotípicos pequeños, de las mutaciones grandes con efectos fenotípicos también grandes (Goldschmidt 1940), no tiene confirmación en los datos experimentales y teóricamente parece muy poco probable ya porque tales grandes mutaciones pueden producir trastornos con consecuencias letales para sus portadores, que las mutaciones pequeñas, las cuales, como se sabe, son en su mayoría nocivas para sus portadores.

La naturaleza no “apunta” evidentemente hacia un fin determinado al producir las mutaciones, sino que actúa a ciegas y los cambios así producidos deben pasar por procesos selectivos, “la prueba de eficiencia” de la nueva adquisición evolutiva.

Las plantas con flores completas (con óvulos protegidos), (Angiospermas) aparecieron hacia fines de la era mesozoica, aparentemente varios grupos, en forma simultánea. Muchas eran herbáceas, su conservación en estado fósil fue deficiente por eso el desarrollo histórico de estas plantas, se halla insu-

ficientemente documentado y los botánicos tratan de aclarar las relaciones de parentesco recurriendo a las estructuras anatómicas.

Los resultados no son satisfactorios precisamente por el mosaico de caracteres.

En el siguiente cuadro figuran en cada caso, sólo tres caracteres, con una estructura primitiva, y otra derivada y su distribución en algunos grupos de *Angiospermas* tomados al azar.

	Ovario		Corola		Pétalos	
	súpero	ífero	radial	dorsi-ventral	libres	fusio-nados
<i>Rhoedales</i> (amapolas etc).	+	—	+	—	+	—
<i>Labiatae</i>	+	—	—	+	—	+
<i>Umbelliferae</i>	—	+	+	—	+	—
<i>Orchidaceae</i>	—	+	—	+	+	—
<i>Compositae</i>	—	+	—	+	—	+

Agregando más caracteres y más grupos sistemáticos podríamos obtener un cuadro mucho más complicado y tal vez aún más demostrativo, así como una cantidad mucho más grande de distintas combinaciones. Cuáles son los caracteres primitivos y cuáles los derivados, no tiene mayor importancia en este caso. Lo importante es que su distribución no muestra ninguna tendencia progresiva, sino que se manifiesta como mosaico. La posición filética de varios caracteres puede ser decidida según el caso en base a todos los datos disponibles. Así por ejemplo, el carácter de flores unisexuales (es decir masculinas o femeninas) puede ser primario en unos grupos y secundario en otros (el último caso se da en *Urticaceae*, *Rosaceae*, *Compositae*) distintas hipótesis existen al respecto, pero no hay nada seguro en lo que a la secuencia de las estructuras morfológicas se refiere.

Lo más claro es el efecto biológico de los caracteres típicos en las *Angiospermas*, es decir, la polinización más segura, la fecundación independiente de la presencia de agua, la reducción del gametófito y el desarrollo del esporofito lo que contribuye a la perfección del mecanismo hereditario. (N. Svedelius 1921).

Observaciones: Con respecto a este último fenómeno cabe destacar que la reducción del gametofito, tiene lugar ya en algunas algas, es decir, en plantas inferiores. Por ejemplo, en *Fucus* (*Phaeophyceae*) encontramos tan solo esporofito, es una forma particular de la desigualdad del desarrollo.

En el mundo animal, cuando estructuras similares con las mismas funciones aparecen en grupos muy distantes entre sí, en forma completamente independiente, se denomina al fenómeno homomorfía (A. Novikov) y se lo atribuye a ciertas leyes intrínsecas de la vida sin aclarar explícitamente cuales son estas leyes, lo que naturalmente disminuye el valor de la idea.

Por otra parte las *Angiospermas* en muchos casos entran en relación biosocial con representantes del mundo animal (especialmente insectos) como polinizadores. Las estructuras florales suelen tener estructuras especiales de carácter muy complicado que atraen a *determinados* insectos, cuya época de vuelo está sincronizada con la época de florecimiento (*Labiatae*, *Leguminosae*, *Orchidaceae*, etc.). En otros casos la intervención de los insectos produce agallas en determinadas especies vegetales, éstas tienen forma tan específica que al ver una agalla se puede decir con seguridad que especie animal la ha producido (por ejemplo las especies de una avispa *Rhodites* sobre los arbustos de *Rosa*).

Todos estos fenómenos se originan por el desarrollo desigual controlado por mecanismos selectivos.

La falta de paralelismo entre los rasgos estructurales y el comportamiento y modo de vida de los animales es también una consecuencia de la desigualdad del desarrollo y al mismo tiempo una demostración en favor de este fenómeno. Estructuras similares pueden desempeñar funciones distintas y estructuras distintas funcionar en forma similar. Los organismos se valen de las estructuras genéticamente disponibles y cualquier combinación estructural puede perpetuarse al ser "aprobada" por los mecanismos selectivos.

J. Weigelt (1959) llama la atención sobre el hecho de que las relaciones entre forma y función son realmente muy complicadas y que de ninguna manera tienen significado similar

en cada caso. En distintas clases de animales, dice él, pueden observarse amplias redes de relaciones de reacciones, las cuales en sus cambios no corresponden a los cambios somáticos y manifiestan sus propias regularidades. La idea de que las funciones actuales y cotidianas de un animal o de un órgano, son las únicas posibles y normales, no puede ser aceptada.

La misma idea aunque expresada en una forma distinta la encontramos, por ejemplo, en el trabajo de E. D. Gill (1955) sobre el problema de la extinción con especial referencia a los marsupiales de Australia.

Con respecto a las hormigas W. M. Wheeler (1933) comunica observaciones muy interesantes referentes al género *Myrmecia*, también de Australia. Las diferencias específicas no dan de por sí ningún fundamento para juzgar el comportamiento de las distintas especies, algunas de las cuales se destacan por su agresividad, mientras que otras son tímidas. Entre las hormigas sudamericanas, las especies del género *Pseudomyrmex* se caracterizan por el cuerpo alargado, las patas relativamente cortas y los movimientos ágiles. Por ser estas hormigas arborícolas se podría concluir que estas particularidades estructurales están relacionadas con este modo de vida, y que representan una adaptación a él.

Sin embargo, una especie —*Pseudomyrmex denticollis*— constituye una excepción, anida en el suelo, es carnívora y persigue a su presa corriendo a gran velocidad sobre la superficie del suelo (muy común en las llanuras del Chaco). Las diferencias estructurales de esta especie son insignificantes (conformación del clípeo y del dorso del tórax) y no pueden justificar las diferencias en el modo de vida. Prácticamente en este género estructuras similares funcionan en forma diferente. Por otro lado el comportamiento de distintas especies arborícolas manifiesta diferencias específicas que no están en relación con las diferencias estructurales, de tal modo que unas especies se destacan por su agresividad (por ejemplo: *Pseudomyrmex triplarinus* Weddell), mientras que otras que son pasivas (por ejemplo: *P. mutilloides* Emery o *P. kinckeli* Emery). Todas están armadas de un aguijón y pueden picar fuertemente, pero unas saben usarlo con eficiencia y otras no.

Algunos grupos de hormigas sudamericanas, se caracterizan por la presencia de fuertes dientes y de espinas sobre la superficie de su cuerpo. Se podría pensar que estos dientes y espinas están relacionados con un modo de vida determinado, sin embargo no es así, algunas son arborícolas (*Cephalotini*, *Dolichoderus*) y otras terrícolas, cultivadoras de hongos (*Atta*, *Acromyrmex*).

) Se podría suponer que la ausencia de ojos, es un carácter relacionado con la vida en la oscuridad. Efectivamente, las obreras de algunas hormigas hipogeas (género *Typhlomymex* en Sudamérica) son ciegas y nunca salen a la superficie del suelo. Sin embargo, entre las hormigas terrícolas de vida diurna, las hay que carecen de ojos, y que son no obstante muy ágiles y activas (por ejemplo, varias especies del género *Eciton* sensu amplio), lo que significa que la ausencia de un órgano puede estar perfectamente compensada. El desarrollo excesivo de los ojos en el género *Gigantiop* que vive en las llanuras tropicales de Sudamérica, tampoco puede relacionarse con un modo de vida especial.

El cuerpo delgado y las patas largas, son en general propias de las hormigas cazadoras terrícolas que corren a gran velocidad sobre el suelo (*Cataglyphis* en el Mediterráneo, *Dorymyrmex* en Sudamérica). Sin embargo hay también hormigas arborícolas de cuerpo muy delgado y patas largas (*Oecophylla* en el área paleotropical).

Hay casos en que los rasgos estructurales, parecen inconcebibles desde el punto de vista funcional. Podemos mencionar entre las hormigas a *Zacryptocerus clypeatus* F., de la tribu *Cephalotini*, hormigas arborícolas que anidan en los troncos, y que literalmente colman las estrechas galerías de sus nidos con hormigas adultas, larvas y ninfas. El tegumento de las obreras lleva fuertes espinas que deben dificultar sus movimientos dentro del nido. Sin embargo, la especie no solamente existe sino que es una de las dominantes dentro de su área.

Otro ejemplo lo ofrecen las estructuras excesivamente desarrolladas de los Homópteros de la familia *Membracidae* (Costa Lima 1942, Buckton 1903, Poulton 1903) especialmente

del pronoto con excrecencias quitinosas muy complicadas y de conformación muy variable en las especies de los géneros *Cyphonia*, *Bocydium*, *Hypsauchenia*, *Heteronotus*, *Spongophorus*, *Micreune*, etc., cuyas dimensiones llegan a proporciones realmente sorprendentes con respecto al tamaño del cuerpo. En ciertos casos las formas larvales manifiestan también estructuras excesivamente desarrolladas, por ejemplo, en *Membracis continua* de Amazonas (Buckton l. c., lám. II, 4ª).

Poulton (1903) emite la opinión de que se trate tal vez de similitud críptica con ciertas estructuras vegetales, es decir, una forma particular de mimetismo. No lo sabemos con certidumbre. Lo cierto es la presencia de estructuras que junto con ciertas ventajas biológicas desconocidas hasta ahora, deben producir inconvenientes por sus dimensiones desproporcionadamente grandes.

Para completar el cuadro podemos mencionar algunos ejemplos más. El oso hormiguero sudamericano (*Myrmecophaga tridactyla* L.) y el oso melero también sudamericano (*Tamandua tetradactyla* Allen), son muy similares estructuralmente sólo presentan diferencias específicas a las cuales es difícil atribuir una importancia funcional decisiva, y sin embargo, el primero es un animal terrícola, mientras que el último es arborícola.

El elefante es un animal grande y pesado y podría pensarse que sus movimientos deberían ser torpes. En la realidad puede andar por la selva con gran suavidad, sin producir casi ruido.

Teniendo en cuenta que los elefantes viven actualmente en ambiente tropical, se podría pensar que son animales de clima caliente. Sin embargo, no hay relación entre esto y sus estructuras. El mamut de Siberia, actualmente extinguido, así lo demuestra, ya que vivió en el ambiente de la tundra, es decir, bajo un clima muy duro. Esto se comprueba por los restos de la vegetación sacados del tracto digestivo de un cadáver de mamut, conservado en el suelo congelado en la orilla del río Beresovka. Tanto las plantas alimenticias, como los tejidos blandos que podrían conservarse tan solo en el suelo congelado, sugieren que el mamut vivió realmente en un clima frío. Las diferencias morfológicas entre el elefante de la In-

dia y el mamut, no son muy grandes aunque conviene anotar que el desarrollo del pelaje del mamut, puede estar correlacionado con su vida en el norte.

Al tigre se lo considera ordinariamente como un animal de clima cálido. Sin embargo, la misma especie *Felis tigris*, por supuesto que con ciertas diferencias secundarias regionales, vive tanto en la India, como en el extremo oriente de Siberia, donde los fríos de invierno, llegan a más de -50°.

La conclusión general, es que las estructuras como tal no son hasta cierto punto, representativas para la vida y su evolución.

H O R M I G A S

A. Dimorfismo sexual

Entre los insectos, las hormigas, elegidas en este caso por tratarse de la especialidad del autor, nos ofrecen una variada serie de pruebas en favor de que la desigualdad del desarrollo es un fenómeno de carácter realmente universal.

Comenzaremos con las desigualdades estructurales.

A. Dimorfismo sexual de las hormigas (Kusnezov 1956).

La situación de los sexos en las colonias de hormigas es distinta. Las hembras, especialmente en las primeras etapas del desarrollo de una colonia nueva, deben tomar contacto inmediato con el ambiente y por esto se ven expuestas a la acción de los mecanismos selectivos, lo que presupone ciertas adaptaciones como condición necesaria para poder sobrevivir. En cambio los machos jóvenes permanecen en el nido materno, protegidos de las influencias ambientales, aguardando el momento oportuno para realizar su vuelo nupcial y una vez que salen del nido ya no vuelven pues perecen después del vuelo. La única función del macho es la fecundación de una hembra joven. Con esto su papel biológico queda concluido, por lo menos en los casos normales (de las excepciones vamos a hablar más adelante). Las colonias de hormigas son sustancialmente femeninas, y aún los llamados "soldados" son individuos femeninos modificados, adaptados para cumplir funciones específicas que no siempre están relacionadas con la protección y la defensa del nido.

Los factores de la selección influyen sobre el desarrollo de los machos en grado mucho menor en comparación con las hembras, permitiendo a los primeros manifestar las "fantasías" de la naturaleza producidas por las mutaciones.

Existe la opinión de que las estructuras masculinas son más primitivas que las femeninas. Esto se refiere a los caracteres sexuales *secundarios* no relacionados directamente con la función específica de los sexos, porque como es lógico, los órganos sexuales no son comparables. Estos caracteres secundarios pueden estar representados por particularidades de la segmentación del cuerpo (diferenciación de los segmentos que varía según el sexo), por las nervaduras de las alas, por la conformación de las antenas y partes bucales (especialmente palpos maxilares y labiales), por el color, escultura, etc.

Aunque en muchos casos las estructuras masculinas se caracterizan por su relativo primitivismo, esta idea no puede generalizarse y los casos contrarios señalan la desigualdad del desarrollo.

Las *antenas* del macho tienen como máximo 13 artejos, (fig. 1), las de la hembra 12 artejos. La conformación de las antenas es muy distinta. Mientras que en el macho son poco diferenciadas, filiformes, con el primer artejo corto y más o menos parecido a los demás, las antenas de la hembra, se dividen en dos partes, la proximal, llamada escapo, formada por un solo artejo basal y la distal, funículo, formada por los restantes. La evolución estructural de las antenas, se manifiesta por reducción en el número de artejos (12 y 13 respectivamente son los números *máximos*, que se encuentran en varias subfamilias de hormigas, como punto de partida hacia una reducción ulterior, que prosigue en forma independiente), como por la diferenciación de los mismos, manifestados por su forma y dimensión. Como ejemplo de diferenciación y reducción avanzadas podemos mencionar las antenas de la hembra en el género *Oligomyrmex*. El escapo (el primer artejo antenal), es un poco más corto que todo el funículo compuesto de 8 artejos, el primero es relativamente largo y grueso, los 5 siguientes, finos y muy cortos forman la parte mediana del funículo, que termina en una maza muy gruesa, aproxi-

madamente tan larga como el resto del funículo, y que está constituida por los 2 últimos artejos.

Ordinariamente las antenas de la hembra y del macho, son de aspecto muy distinto. Sin embargo, hay casos en que la diferencia disminuye. Así, por ejemplo, en el género *Pseudoatta*, las antenas tienen 11 artejos en ambos sexos y la conformación es similar, mientras que en otros géneros de la misma tribu *Attini*, los machos tienen antenas de 13 y las hembras de 11 artejos. Este hecho puede ser interpretado como cierta "feminización" estructural de las antenas del macho. Algo parecido observamos en el género *Paranamyрма*, en el cual la "feminización" se manifiesta por un número igual de artejos en ambos sexos (10 artejos), pero el escapo del macho es corto y conserva sus rasgos masculinos habituales.

Tanto *Pseudoatta* como *Paranamyрма* son parásitos sociales, es decir, que carecen de obreras propias y viven en los nidos de otras hormigas a expensas de ellas. Por esto se podría pensar que la "feminización" de las antenas está relacionada con el parasitismo social. Sin embargo esta suposición resulta insostenible, porque otros parásitos sociales, como por ejemplo, los del género *Labauchena*, se caracterizan por la ausencia completa de feminización (la hembra tiene antenas de 11 artejos, con diferenciación típicamente femenina, mientras que las del macho, tienen 12 y una diferenciación típicamente masculina). Además hay algunos grupos de hormigas normales, es decir, con obreras propias, que se caracterizan por que las antenas del macho están más o menos feminizadas.

Tal es el caso del género *Acanthostichus* donde tanto la hembra como el macho, tienen antenas de 12 artejos, con los funículos muy similares (cortos, de 11 artejos, más anchos que largos), y tan sólo el funículo más corto del macho representa en este sentido una diferencia bien marcada. En otros sentidos el macho es muy distinto de la hembra, tiene alas bien desarrolladas mientras que la hembra es áptera.

Otro caso análogo lo presenta el género *Pseudomyrmex*. Ambos sexos tienen antenas de 12 artejos ("feminización" del macho), pero la conformación es distinta. La hembra tiene un escapo bastante largo y un funículo filiforme de 11 artejos muy poco diferenciados, mientras que el macho tiene antenas

mucho más largas, filiformes de escapo muy corto, lo que corresponde a las antenas masculinas de tipo primitivo.

En la tribu *Attini*, hormigas podadoras, que cortan hojas aprovechándolas como substrato para el cultivo de hongos, la "feminización" de las antenas masculinas se manifiesta por el escapo largo como en la hembra, mientras que el funículo tiene un artejo más (en total 13). Sin embargo dentro de esta misma tribu *Attini*, encontramos tres géneros menos evolucionados en lo que se refiere a sus estructuras y modo de vida, que se caracterizan por la conformación primitiva de las antenas de los machos (filiformes, con el escapo corto, "masculino"). Estos tres géneros *Apterostigma*, *Myrmico-crypta* y *Mycocrepus*, forman una subtribu *Palaeoattini* (Kusnezov 1956) y representan ramificaciones laterales que parten de la base del tronco principal de las *Attini*, cuyas ramas más evolucionadas se caracterizan por la "feminización" de las antenas (*Mycetophylax*, *Paramycetophylax*, *Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Sericomyrmex*, *Acromyrmex*, *Atta*).

En el género *Camponotus* perteneciente a la subfamilia *Formicinae*, es decir muy distante de los grupos mencionados anteriormente, las antenas del macho son de 13, y las de la hembra de 12 artejos, siendo en ambos casos la conformación sustancialmente "femenina", es decir, con escapo largo y funículo filiforme de artejos poco diferenciados. Algo muy parecido ocurre en el género *Prenolepis* y varios otros de la misma subfamilia *Formicinae*.

Por lo tanto la "feminización" de las antenas del macho, aparece evidentemente en varios grupos y en forma independiente y no puede correlacionarse con el modo de vida de las hormigas, ni con cualquier otra particularidad de su biología. Las hormigas del género *Acanthostichus* son terrícolas, cazadoras de termitas y actúan en grupos, lo que hace recordar el comportamiento de las hormigas legionarias del género *Eciton* aunque en escala mucho menor, porque las colonias de *Acanthostichus* nunca llegan a ser muy populosas. Las hormigas del género *Pseudomyrmex* son casi todas arborícolas y la única especie terrícola (*Pseudomyrmex denticollis* Emery), no tiene diferencias morfológicas sustanciales con las otras especies.

Las *Attini* son terrícolas, cultivadoras de hongos y tan solo excepcionalmente (*Acromyrmex lundii* en las áreas inundables) arborícolas. Las especies de *Camponotus* carecen de especializaciones muy acentuadas y se caracterizan tanto por una gran labilidad de su comportamiento social, lo que determina un alto nivel de adaptabilidad a las condiciones del ambiente, como por cierto primitivismo morfológico, manifestado por escasa diferenciación de los segmentos del abdomen, por las cantidades máximas de artejos antenales y de los palpos maxilares y labiales.

La "feminización" de las antenas del macho representa entonces un fenómeno facultativo, que apareció en varios grupos sin relación determinada con cualquier otro carácter morfológico o funcional.

El dimorfismo sexual de las antenas en las hormigas no se reduce a la "feminización" (*) de las estructuras masculinas. Se presentan también, otros casos como por ejemplo en *Bruchomyrma*, parásito social del género *Pheidole* —donde el macho es degenerado y áptero, con antenas de 5 a 8 artejos por fusión eventual de los artejos 2-5 rasgo que varía en los distintos individuos, lo que demuestra un cierto "relajamiento" constitucional, mientras que la hembra tiene antenas de 9 artejos, con el escapo relativamente muy largo y con los artejos 1, 2 y 8 del funículo mucho más largo que los 3º a 7º, lo que puede considerarse como derivado de las condiciones del género *Pheidole*, por fenómeno secundario— ancestral respecto a *Bruchomyrma*. En *Pheidole* las antenas de la hembra se componen de 12 artejos, tienen el escapo largo, el primero artejo del funículo más largo que los siguientes 2º a 8º, y los tres distales forman una maza terminal bien diferenciada del resto del funículo.

En el género *Crematogaster* (Kusnezov 1956) las antenas del macho son relativamente muy cortas, tienen la misma

(*) Empleamos el vocablo feminización en el sentido convencional cuando se trata de estructuras similares en ambos sexos. El hecho de que el dimorfismo sexual por lo general bien acusado en las hormigas primitivas (*Ponerinae*), se halla "suavizado" en algunos grupos más evolucionados (por ejemplo, en *Attini*) sugiere la idea que la feminización así interpretada represente un fenómeno secundario.

cantidad de artejos que las de la hembra (11 en *Crematogaster hyperphyes* Kusnezov véase fig. 12), y sin embargo su conformación es típicamente masculina en todos los demás aspectos, escapo muy corto y fino, primer artejo del funículo en forma de anillo y los restantes poco diferenciados entre sí y progresivamente más cortos hacia el ápice.

En este caso se puede suponer aunque sin poder verificar que el desarrollo deficiente de las antenas del macho se halla en relación inversa con los ojos excesivamente desarrollados y muy grandes. El vuelo nupcial de estas hormigas es nocturno y los ojos bien desarrollados dan mayor seguridad de encontrar a la hembra. Por su parte el vuelo nocturno está relacionado con el tamaño demasiado grande de la hembra, que difícilmente podría volar bajo el sol. Tenemos pues una cadena de relaciones que podría verificarse observando otros grupos de este género (subgénero *Neocrema*) cuyas hembras no son excesivamente grandes.

Los palpos maxilares y labiales tienen en las hormigas como máximo 4 y 6 artejos respectivamente. Los números máximos se observan en varias subfamilias, —*Ponerinae*, *Pseudomyrmicinae*, *Myrmicinae*, *Dolichoderinae*, *Formicinae*— dentro de cada una pueden observarse cantidades menores, de donde resulta que el proceso de reducción tuvo carácter independiente en varios grupos.

En las hormigas el aparato bucal es de tipo masticador, con mandíbulas, que pueden estar desarrolladas normalmente o en forma excesiva o ser más o menos reducidas (especialmente en los machos en relación con la alimentación por regurgitación), y con maxilas y labio de tipo primitivo. Los palpos maxilares parecen tener importancia vital en ciertos grupos, su desarrollo llega a ser exuberante con diferenciación bien avanzada de sus 6 artejos (*Cataglyphis* en el Viejo Mundo, *Dorymyrmex* en Sudamérica), mientras que en otros no la tiene como lo sugiere su reducción más o menos avanzada en casos particulares.

En el siguiente cuadro se puede ver los números mínimos de artejos, de acuerdo con la información disponible.

Subfamilia	Obrera max. lab.		Hembra max. lab.		Macho max. lab.	
Ponerinae	0	1	0	2	1	2
Pseudomyrmicinae	3 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	?	?	5	3
Myrmicinae	0	1	1	0	1	0
Formicinae	1	3	?	?	1	3

(1) Se trata del género *Viticola* de África, según W. M. Wheeler (1922)

Por lo general, las maxilas y el labium, manifiestan una tendencia hacia la disminución de sus dimensiones en comparación con las de las mandíbulas. Los palpos, tanto maxilares como labiales, muestran una tendencia similar a la reducción en comparación con el tamaño de las maxilas y del labium respectivamente. Mientras que en las especies sudamericanas del género *Leptothorax*, los palpos maxilares son tan o aún más largos que las maxilas, con 5 artejos palpales no o poco diferenciados, en las *Attini* y *Solenopsidini* también sudamericanas, que son morfológicamente grupos más evolucionados, los palpos, con 4 y 3 artejos respectivamente son relativa y absolutamente de dimensiones inferiores.

Como es lógico, la disminución relativa del tamaño de los palpos, está en cierta correlación con la reducción del número de artejos. Sin embargo, hay excepciones. Una de tales excepciones es el género paleotropical *Oecophylla* (véase en adelante —hormigas tejedoras), en el cual los palpos son relativamente cortos y al mismo tiempo los palpos maxilares tienen 5 artejos y los labiales 4. Esto significa que aún estos dos caracteres (largo de los palpos y la cantidad de artejos) no cambian en forma paralela sino que manifiestan cierto grado de independencia.

Se podría pensar que debería haber cierta correlación entre el grado de reducción de los palpos y el nivel de desarrollo biosocial, ya que el intercambio de alimento por regurgitación es más propio de los grupos más avanzados en el sentido biosocial. Se eliminaría así, los estímulos funcionales que tal vez podrían frenar el proceso de reducción. Sin embargo, no podemos constatar tal correlación. Los géneros *Camponotus* o *Formica* (el primero de distribución mundial,

el último sólo del hemisferio boreal, tanto de Norteamérica como de Eurasia), son muy avanzados en el sentido biosocial y tienen sin embargo palpos bien desarrollados y la cantidad máxima de sus artejos, mientras que el género *Ectatomma* (América), relativamente primitivo tiene los palpos muy reducidos.

Al mismo tiempo las unidades sistemáticas derivadas como lo son por ejemplo los parásitos sociales, tienen el número de artejos palpaes reducido en comparación con los grupos a partir de los cuales se originaron. Tales hechos demuestran que la reducción es realmente un fenómeno secundario. El mismo sentido tiene la reducción de los palpos en el género *Polyergus* (hemisferio boreal), — hormigas esclavizadoras derivadas del género *Formica*.

En ciertos casos los palpos maxilares y labiales se reducen en forma independiente, esto se observa no solamente en distintos grupos, sino también en los distintos sexos de una misma especie.

Cuando la reducción de los palpos maxilares prosigue con mayor velocidad, los palpos *labiales* pueden tener *más* artejos que los maxilares, o por lo menos igual cantidad.

El siguiente cuadro da algunos ejemplos:

Especie	Obrera		Hembra		Macho	
	max.	lab.	max.	lab.	max.	lab.
<i>Prionopelta bruchi</i> Santschi	2	2	(2-1 ?)		2	2
<i>Typhlomyrmex pusillus</i> Emery	(0-1)	2	—	—	1	2
<i>Ponera opaciceps</i> Mayr	(0 ?)	2	(0)1	2	1	2
<i>Eciton</i> sp.	2	3	2	3	2	3
<i>Acanthostichus</i> sp.	2	3	2	3	2	3
<i>Solenopsis clytemnestra</i> Emery	—	—	2	2	2	2
<i>Bisolenopsis sea</i> Kusnezov	—	—	2	2	1-2	2
<i>Labauchena acuminata</i> Borgmeier	—	—	1	2	1	2
<i>Lilidris metatarsalis</i> Kusnezov	—	—	1	2	—	—
<i>Paranamyrmica solenopsidis</i> Kusnezov	—	—	1	1-2	1	2
<i>Rhizomyrmica robae</i> Donist.	1	3	—	—	1	3

Las hormigas mencionadas en este cuadro pertenecen a cinco subfamilias distintas, lo que significa que este tipo de reducción se ha desarrollado en varios grupos en forma independiente.

En lo que al dimorfismo sexual se refiere, los palpos de los machos pueden ser más o menos evolucionados con respecto a los de las hembras, como se lo puede ver en el siguiente cuadro.

Especie	Obrera max. lab.		Hembra max. lab.		Macho max lab.	
<i>Ectatomma quadridens</i> Roger	2	2	2	2	(4-5)	3
<i>Ectatomma triangulare</i> Mayr	2	2	2	2	4	2
<i>Holcoponera brasiliensis</i> Emery	2	2	—	—	4	2
<i>Dinoponera australis</i> Emery	4	4	—	—	5	3
<i>Neoponera villosa</i> Fabr.	4	4	—	—	6	4
<i>Notomyrmex bidentatus</i> Mayr	2	2	—	—	3	2
<i>Dorymyrmex exsanguis</i> Forel	6	4	6	4	6	4
<i>Dorymyrmex planidens</i> Mayr	6	4	—	—	(4-5)	3
<i>Dorymyrmex ensifer</i> Forel	6	4	—	—	3	2
<i>Forelius nigriventris</i> Forel	6	4	6	4	5	2-3
<i>Forelius rufus</i> Gallardo	6	4	6	4	4	3
<i>Forelius chalybaeus</i> Emery	6	4	6	4	4	2
<i>Linepithema bruchi</i> Santschi	2	3	3	4	?	?
<i>Linepithema gallardoi</i> Kusnezov	—	—	—	—	6	4
<i>Brachymyrmex patagonicus</i> Mayr	6	4	6	4	5	2
<i>Brachymyrmex brevicornis</i> Emery	6	4	?	?	(4-5)	2
<i>Myrmelachista vicina</i> Kusnezov	6	4	6	4	6	4
<i>Myrmelachista nodigera</i> Mayr	4	4	4	4	5	4

Observaciones: 1) *Dorymyrmex exsanguis* es morfológicamente menos evolucionada que otras dos especies de este género.

2) *Myrmelachista vicina* es menos evolucionada que *Myrmelachista nodigera*.

En ambos casos el desarrollo de los palpos sugiere la misma interpretación que otros caracteres morfológicos.

En el género *Dorymyrmex* los palpos maxilares de la hembra son muy largos y se componen de 6 artejos bien diferenciados, mientras que los del macho comenzando con las cantidades máximas en las especies menos evolucionadas manifiestan una tendencia hacia su reducción, llegando a (4-5) -3 artejos en *Dorymyrmex planidens* y a 3-2 en *Dorymyrmex ensifer*. En *Dorymyrmex planidens*, que es la especie morfológicamente más avanzada la reducción de los palpos es algo menor que en *ensifer*, pero los palpos maxilares manifiestan cierta inestabilidad en el número de artejos, que llega al extremo cuando en un mismo individuo un palpo puede tener 5 y el otro 4 artejos, lo que ya tiene aspecto hasta cierto punto de teratológico.

Los palpos maxilares de la hembra de *Dorymyrmex* manifiestan una tendencia al alargamiento y con ella está relacionado el desarrollo diferencial de los artejos. Los dos proximales quedan cortos, los dos últimos son muy finos y relativamente poco alargados y solamente el 3º y el 4º se desarrollan en forma exagerada, el 3º es el mayor de todos y está ampliamente arqueado, mientras que el 4º es menos largo y casi recto. Ordinariamente el 5º artejo se une con el ápice del 4º, pero en *Dorymyrmex ensifer* y en las especies vecinas, el punto de unión se halla casi en el medio del 4º por efecto del crecimiento alométrico de la parte distal de este último (véase fig. 57). La diferenciación de los palpos es muy acentuada pero es nula la reducción de los artejos. Sin embargo, en este caso, no se podría afirmar que los dos procesos (diferenciación y reducción) son independientes, por la simple razón de que la tendencia al alargamiento de los palpos es poco compatible con la reducción de la cantidad de sus artejos. Se podría esperar en este caso, tal vez con mayor probabilidad, la subdivisión secundaria de los artejos existentes, cosa que sin embargo no se observa en la realidad.

Sin embargo estos detalles no tienen mayor importancia ya que el hecho mismo de la desigualdad del desarrollo queda bien demostrado.

Para terminar con este tema, cabe destacar que no existe una correlación entre la conformación de los palpos y el gra-

do actual de dominancia de las unidades sistemáticas respectivas. Los elementos dominantes, es decir, los más frecuentes y cuantitativamente más abundantes, a menudo tienen las cantidades máximas de artejos palpales y palpos no o poco diferenciados (*Camponotus*, *Formica* y *Iasius* en el hemisferio boreal, *Camponotus* y *Polyrhachis* en la región oriental, *Camponotus*, *Conomyrma*, *Forelius* en Sudamérica). Entonces, en casos particulares el primitivismo morfológico es perfectamente compatible con la dominancia. La evolución no se reduce a la de las estructuras.

Comúnmente las formas sexuales de las hormigas son aladas. Sin embargo, existen mucho casos de hembras ergatomorfos, es decir ápteras y muy parecidas a las obreras respectivas. Este fenómeno puede ser facultativo, presentándose entonces hembras ergatomorfos al lado de las aladas normales, u obligado para varias especies, o aún grupos mayores. En este último caso se trata más bien de las hembras llamadas dictadiformes, de tamaño excesivamente grande (con respecto a las obreras), fuertemente modificadas y ápteras (por ejemplo, las hembras de *Eciton* y en grado inferior las de *Acanthostichus*). Hembras ergatomorfos en vez de aladas normales, se observan esporádicamente en varios grupos. Así, por ejemplo, en Sudamérica las especies del género *Pogonomyrmex* tienen hembras aladas y solamente dos, *Pogonomyrmex cunicularius* Mayr y *laticeps* Santschi, poseen normalmente hembras ápteras, ergatomorfos. Las dos especies están muy distantes entre sí, de modo así que el apterismo de las hembras apareció evidentemente en forma independiente.

Los machos ápteros son en cambio bastante raros (se los llama ergataner), se los observa en *Ponera* (género de distribución muy amplia) y en algunos géneros de *Myrmicinae*. A éstos pertenecen algunos parásitos sociales, como *Anergates* (hemisferio norte) y *Bruchomyrma* (Argentina), cuyos machos son morfológicamente más o menos degenerados. El caso de *Bruchomyrma* es muy interesante además, porque sus machos son longevos, y no mueren después de la copulación. En los experimentos de Carlos Bruch, los machos de una generación copularon con hembras de la misma (adelfogamia), luego, los que entretanto no murieron copularon con las hembras de la

segunda y hasta de la tercera generación, manteniéndose todo el tiempo dentro de un mismo nido artificial y viviendo a expensas de la especie huésped.

Este caso excepcional constituye también una manifestación de la desigualdad del desarrollo, que a veces se presenta realmente en formas inesperadas y extravagantes.

Cuando ambos sexos son alados, el tipo de nervadura por lo general, no acusa indicios de dimorfismo sexual, salvo pequeños detalles que no tienen mayor importancia (por ejemplo en el género *Elasmopheidole* de Sudamérica, el macho es un poco más primitivo en tal sentido). Como una de las pocas excepciones que expresan la desigualdad del desarrollo podemos mencionar aquí un caso que no se limita a una sola especie o a un solo género, sino que se extiende a través de todo un linaje filogenético, lo que lo hace más interesante aún.

Este linaje se compone de los siguientes géneros: *Iridomyrmex*, —como eslabón menos evolucionado del linaje—, luego consecutivamente *Araucomyrmex*, *Dorymyrmex* y *Spinomyrma*. *Iridomyrmex* representa el punto de partida del linaje, es un género politropical, más diferenciado fuera de Sudamérica (especialmente en Australia). Las especies sudamericanas son todas mesófilas, más frecuentes en el área tropical y sin mayor gravitación en el conjunto faunístico. Una de las especies, todas ellas estrechamente emparentadas, llamada *Iridomyrmex humilis* Mayr, se ha transformado en plaga al ser exportada al extranjero (Mediterráneo, USA, Hawai y aún a Australia misma, donde la invasora supera la resistencia de las especies indígenas del mismo género, una de las cuales, *Iridomyrmex detectus* F. Smith, es de tamaño mucho mayor).

Araucomyrmex manifiesta ya una tendencia hacia la elaboración evolutiva de una forma de vida especializada, la de la hormiga cazadora que persigue su presa corriendo a gran velocidad sobre el suelo, lo que presupone la superficie del suelo libre de obstáculos, es decir, con vegetación rala y escasa; esta forma de vida, llega a su máximo desarrollo en los desiertos. El área de *Araucomyrmex* es muy sugestiva, las dos especies de este género se encuentran en Chile, hasta muy al

norte, en el oeste y sur de la Patagonia y además a gran altura en la cordillera de los Andes, a lo largo de la frontera argentino-chilena, en las provincias argentinas de Mendoza y San Juan. Por la carretera internacional de Mendoza a Santiago de Chile, *Araucomyrmex tener* Mayr aparece de golpe como una de las dominantes entre Punta de Vacas y Puente de Inca, precisamente en la zona donde se cambia el tipo de paisaje, pasando de la aridez permanente en el este a los lugares donde el suelo queda cubierto de nieve durante los meses de invierno. *Araucomyrmex tener* vive allí, en los terrenos expuestos a las nevadas. Más hacia el sur esta especie se encuentra a alturas inferiores, dentro de la zona árida, pero siempre a lo largo de las corrientes de agua (por ejemplo, el valle de Covunco, en alrededores de Zapala, Neuquén). Es común en la Patagonia oeste, en la zona caracterizada por los bosques relativamente secos de "ciprés", (*Libocedrus chilensis*), que tienen un aspecto hasta cierto grado similar a los bosques de *Pinus* de Europa.

De todos modos la especie, prefiere lugares relativamente secos y sin embargo sin excesiva aridez, como es natural para el componente de un linaje que recién ha comenzado su transformación evolutiva para la "conquista del desierto".

Otra especie *Araucomyrmex antarcticus* Forel vive en las áreas más abiertas y secas no ocupadas por las especies de *Dorymyrmex*.

El género *Dorymyrmex* ya es un habitante del desierto, adaptado al ambiente árido y bien especializado como cazador que debe desarrollar grandes velocidades bajo los rayos del sol. Las especies de este género, ya no se encuentran ni en Chile, ni tampoco en el extremo sur, ni en el oeste húmedo de la Patagonia, sino sobre todo, en la zona árida de la Argentina. Se lo encuentra además en Paraguay (especialmente en el Chaco Paraguayo) y en Bolivia (tanto en el Chaco, como en la parte montañosa, como por ejemplo *Dorymyrmex emmaericaellus* Kusnezov en los alrededores de Cochabamba, emparentada con la especie chaqueña *Dorymyrmex exsanguis* Forel).

Según todas las evidencias el género *Dorymyrmex* es derivado de *Araucomyrmex*. El eslabón de conexión entre ambos géneros, clasificado como *Dorymyrmex baeri* André, habita la zona árida de las grandes alturas (más de 3000 metros), en la parte argentina de los Andes y pertenece al mismo grupo de especies como *exsanguis* y *emmaericaellus*. El hecho de que el único eslabón de conexión entre el *Araucomyrmex* menos evolucionado que ocupa el área austral y las especies más evolucionadas de *Dorymyrmex* que viven en las llanuras argentinas de la zona árida, pertenece a la fauna de alta montaña, no es una casualidad y se correlaciona perfectamente con ciertas ideas referentes a la evolución de la fauna de Sudamérica.

La primera es la de que los fenómenos que se observan a latitudes altas se repiten hasta cierto grado a latitudes más bajas y alturas cada vez mayores. Los elementos faunísticos de las llanuras bajas de la zona templada pueden encontrar su paralelo en la zona tropical, tan solo en la montaña a alturas más o menos grandes.

En otras palabras, los elementos adaptados a las condiciones de la zona templada, ocupan alturas progresivamente superiores hacia el Ecuador.

C. Troll (1947) sostiene que este fenómeno tiene lugar solamente en el hemisferio austral y rechaza la idea de H. Brockmann-Jerosch de que se trata de un fenómeno universal. En realidad cada uno tiene su razón, tanto Troll, porque en el hemisferio austral tal tipo de distribución resulta facilitada por la zonalidad *longitudinal* del paisaje (la zona árida comienza en la Patagonia cerca del nivel del mar y su límite inferior sube hacia el Ecuador, mientras en Eurasia, la zonalidad es de carácter *latitudinal*, lo que dificulta este tipo de distribución), como Brockmann-Jerosch porque las condiciones de grandes alturas en las latitudes bajas se acercan más a las de la zona templada que las condiciones en las llanuras bajas tropicales.

De todos modos en Sudamérica, la fauna de gran altura tiene mayor afinidad con la fauna de las latitudes altas, por lo menos en el área comprendida entre Patagonia y Bolivia.

La segunda idea, también bien documentada y al mismo tiempo, refutable como cualquier otra idea científica, es que, particularmente en Sudamérica, el área húmeda tropical representa una área donde la evolución es más intensa que a grandes alturas o a altas latitudes. En otras palabras, las condiciones favorables para la vida promueven la evolución acelerada, lo que sucede en las regiones húmedas tropicales. La sequía del desierto y el frío de las latitudes altas, frenan el proceso de la evolución. Por eso hay más probabilidades de encontrar elementos más modernos en la zona húmeda tropical, que en los ambientes menos favorables.

Naturalmente esta idea no debe ser dogmatizada, porque por un lado los elementos muy primitivos difícilmente pueden sobrevivir en los ambientes muy desfavorables, y por otro, el ambiente favorable de las regiones húmedas tropicales no solamente promueve la evolución sino que también brinda la oportunidad para la supervivencia de los elementos anticuados.

Estas dos ideas permiten interpretar el caso de *Dorymyrmex baeri*. Se trata evidentemente de un superviviente de la capa menos evolucionada del género *Dorymyrmex* en la zona donde la evolución procede con relativa lentitud y donde no existe competencia por parte de elementos más evolucionados y mejor adaptados a la aridez del ambiente. *Dorymyrmex baeri* sustituye a *Araucomyrmex*, a grandes alturas en la zona subtropical.

El último eslabón del linaje, el género *Spinomyrma* con dos especies estrechamente emparentadas, vive también dentro del ambiente árido, dentro del área del género *Dorymyrmex*, del que difiere principalmente por los rasgos secundarios de la nervadura, pero es biológicamente similar a él, y representa la misma forma de vida.

Tenemos entonces el linaje continuado con eslabones de conexión entre sus componentes, que señalan la dirección del proceso evolutivo.

El dimorfismo sexual de las nervaduras se observa ya en el género *Iridomyrmex*. El ala anterior de la hembra de *Iridomyrmex*, tiene la celda radial perfectamente cerrada, dos celdas cubitales alargadas a lo largo del eje longitudinal del ala y una celda discoidal.

En el macho, las nervaduras son de aspecto similar pero con una sola celda cubital, en vez de dos, formada evidentemente por reducción de la nervadura divisoria que separa las dos celdas cubitales en la hembra.

En *Araucomyrmex*, el ala de la hembra conserva los rasgos típicos del género *Iridomyrmex*, solamente que la celda radial ya no está perfectamente cerrada, y las nervaduras del macho han cambiado bruscamente simplificándose y adquiriendo las características de *Dorymyrmex*.

En *Dorymyrmex baeri* que conecta *Dorymyrmex* con *Araucomyrmex*, la conformación de las dos celdas cubitales es parecida a la del género *Araucomyrmex*, pero sin embargo la segunda celda cubital es apenas cerrada, mientras que la celda discoidal desaparece por reducción de la nervadura transversal *m-cu*.

En otras especies de *Dorymyrmex*, la segunda celda cubital se acorta progresivamente por fusión progresiva de las nervaduras longitudinales *Rs* y *M*, finalmente en *Spinomyrma* queda una sola celda cubital por reducción de la nervadura transversal *r-m*.

Mientras que en el ala de la hembra se aprecia una serie completa de rasgos de evolución progresiva, el ala del macho al pasar bruscamente del estado de *Iridomyrmex* al estado de *Araucomyrmex* - *Dorymyrmex* casi no cambia más (el macho de *Spinomyrma* no es conocido todavía).

Si se indica en forma convencional las distintas etapas de la serie de cambios progresivos de las nervaduras, con números arábigos (es decir, sin guardar una relación cuantitativa de las distancias entre las distintas etapas, ya que es imposible hacerlo, tendremos la siguiente gradación, distinta según el sexo.

	Hembra	Macho
<i>Iridomyrmex</i>	1-a etapa	2-a etapa
<i>Araucomyrmex</i>	1 „	5 „
<i>Dorymyrmex</i>	3 „	5 „
<i>Spinomyrma</i>	4 „	? (desconocido).

La desigualdad del desarrollo es completamente clara, cada sexo manifiesta sus propios modos y tiempos.

B. Polimorfismo de las obreras de las hormigas

Las obreras de las hormigas son hembras, cuya función es el mantenimiento de la colonia (cuidado de la cría, provisión de alimento, construcción y conservación del nido, eventualmente la defensa). Las hormigas primitivas se caracterizan por la diferencia poco marcada entre obrera y hembra. En los grupos más evolucionados la diferencia entre la obrera y la hembra puede ser tan grande que resulta difícil a primera vista considerarlas de una misma especie.

Las obreras pueden ser monomorfas, parecidas a la hembra o de tamaño muy inferior y estructuralmente distintas, o de tamaño más o menos variable con todas las formas de transición entre los extremos, o polimorfas, sin continuidad y con grandes diferencias en lo que a las proporciones de distintas partes del cuerpo se refiere, es decir evidencian desigualdad de desarrollo.

Bajo este punto de vista, se podría clasificar a las obreras de las hormigas de la siguiente forma:

- a) obreras monomorfas;
- b) obreras de tamaño variable;
- c) obreras de tamaño y proporciones variables (polimorfas.
 - aa) con todas las formas de transición entre los extremos,
 - bb) con fases distintas netamente delimitadas.

En el género *Pheidole* (figs. 34, 35) (de todas las zonas tropicales y subtropicales del mundo) las obreras están representadas por dos formas bien separadas, unas son obreras propiamente dichas, en general estrictamente monomorfas y de talla pequeña, y otras son las llamadas convencionalmente "soldados", de mayor tamaño y proporciones distintas, sobre todo por el desarrollo excesivo de la cabeza.

Por su parte el desarrollo excesivo de la cabeza está correlacionado con el de las mandíbulas y el de los músculos respectivos situados dentro del cráneo. Esta es la única razón funcional del mayor tamaño de la cabeza del "soldado". Las funciones de los "soldados" son distintas, en las especies

carnívoras pueden ser consideradas realmente como soldados, colaboran con las obreras en la caza y en el acarreo de las presas mientras que en las especies granívoras no participan ni en el acarreo, ni en la defensa del nido, a veces son tímidos y pasivos, rara vez salen del nido y sirven más bien como "molinos vivientes" para triturar semillas. Precisamente en las especies granívoras el desarrollo desproporcional de la cabeza, llega a su máximo. Naturalmente el comportamiento de estos "soldados" no es igual en todos los casos, se presentan todas las formas de transición entre los dos extremos delineados anteriormente. Así por ejemplo, los soldados de *Pheidole spininodis* Mayr, que es una especie granívora (una de las más grande en Argentina), acuden en defensa del nido si este es molestado. Si se introduce una pajita en el orificio que conduce al interior del nido excavado en el suelo y se le mueve un rato para excitar a las hormigas, es muy fácil sacar a los soldados (así como a las obreras) que toman la pajita con sus mandíbulas. Sin embargo, ni unos ni otros, manifiestan gran tenacidad y se desprenden fácilmente al verse fuera del nido.

Esta actitud es muy distinta de la de los soldados de *Atta* por ejemplo, que se toman de los objetos foráneos con tanta fuerza que resulta más fácil arrancarles la cabeza que hacerles desprender sus mandíbulas.

Para tener una idea más clara sobre la desigualdad del desarrollo estructural en estos casos, sería importante tener un punto de referencia fijo. Se podría por ejemplo, partir de la morfología de la hembra, considerando a ésta, como norma para una especie. Sin embargo, hay motivos para suponer que la hembra, por lo menos en ciertos casos, ha sufrido un aumento evolutivo de tamaño y por eso ya no puede ser considerada como un punto estable. Con todo, en las especies granívoras del grupo *Pheidole bergi* Mayr (Sudamérica), la cabeza de la hembra es tan parecida a la del soldado que es evidente que ambas pertenecen a una misma especie.

En consecuencia, dentro de este grupo de especies podemos considerar al soldado, como un individuo neutro que se acerca más al tipo normal, mientras que lo que se llama obrera corresponde a individuos de tipo secundario.

En las especies granívoras (subgénero *Trachypheidole*, especies del grupo *Pheidole spininodis*), la situación cambia y la cabeza del soldado resulta desproporcionadamente grande en comparación con la cabeza de la hembra y de una conformación tan distinta que comparando la hembra con el soldado es difícil a primera vista admitir que pertenezcan a una misma especie. En tales casos la hembra ocupa una posición intermedia entre el soldado y la obrera.

Tales relaciones llegan a su expresión extrema en el género *Elasmopheidole*, emparentado con *Pheidole* y que ocupa filogenéticamente una posición un poco inferior a este último y especializado como hormigas granívoras.

En la tribu *Attini* (hormigas cultivadoras de hongos, véase más adelante) la mayoría de los géneros se caracterizan por la existencia de obreras monomorfas. Recién en el género *Acromyrmex*, —uno de los más evolucionados—, aparece polimorfismo, en forma continua, es decir, sin división neta de trabajo y todavía sin soldados diferenciados funcional y morfológicamente. Los soldados aparecen sólo en el género más evolucionado, *Atta*, al lado de obreras de distintos tamaños y proporciones, distinguiéndose de éstas tanto por su mayor tamaño y cabeza desproporcionadamente grande, como por su función de defensores de la colonia. Por lo general, se encuentran dentro del nido y salen tan solo cuando el nido es molestado y tratan de atacar al intruso. Su única arma son fuertes mandíbulas. El aguijón que en este género se presenta en forma rudimentaria, ya está fuera de función.

El polimorfismo discontinuo de obreras y soldados representa un fenómeno esporádico dentro de la familia *Formicidae*, en ciertos casos tan solo en algunas especies (por ejemplo en el género *Solenopsis* s. lat.).

La desigualdad del desarrollo es evidente como un hecho pero sus causas no están claras todavía. W. Goetsch (1927) atribuye el desarrollo de los soldados en *Pheidole* a sustancias activas denominadas por él, factor “*T*” que llevan a la realización la predisposición genética a formar soldados.

El hecho, de que en las especies carnívoras, el número de soldados es, término medio, 20-30 % de las obreras, mientras

que en los nidos de las especies granívoras del mismo género *Pheidole* encontramos solo un promedio de 4-10 %, parece comprobar la idea de Goetsch, de que el factor "T", se encuentra principalmente en alimentos de origen animal, aunque los hongos cultivados por las hormigas lo contiene.

No podemos entrar en detalle con respecto a esta cuestión porque para nuestros fines es suficiente por ahora constatar el hecho mismo de la desigualdad del desarrollo.

Algunos ejemplos del desarrollo desigual de ciertas estructuras morfológicas.

Las figuras: 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39 representan las cabezas de las hormigas obreras, vista frontal. Ya a primera vista estos pocos ejemplos dan una idea de las diferencias, que son demasiado grandes para poder caracterizarlas en forma exacta tomando como base un solo punto de referencia común para todos los casos. Los contornos de la cabeza, son extremadamente variables, así como lo son distintas partes de la cabeza. En el dibujo, fig. 4 (*Acanthostichus* sp.) las articulaciones antenales se colocan cerca del margen anterior de la cabeza y son muy poco distanciadas entre sí, mientras la parte del clipeo se halla muy reducida.

No hay ojos. Todo lo contrario observamos en *Gigantiops destructor*, especie de la selva tropical sudamericana, donde el clipeo se halla bien desarrollado, formando una lámina casi cuadrangular y saliente y los ojos son muy grandes, ocupando enteramente los costados de la cabeza (fig. 30).

Las diferencias entre los géneros próximos no pueden ser tan grandes, ya por el hecho de que la clasificación se basa sobre todo en las estructuras morfológicas. Sin embargo, las figs. 7 (*Pachycondyla striata*) y 8 (*Neoponera villosa*) dan una idea del desarrollo desigual aunque en menor escala. Los contornos de las cabezas, las articulaciones de las antenas, poco distantes entre sí y la conformación de las antenas con los artejos funiculares poco diferenciados manifiestan gran similitud, y la diferencia reside en la colocación de los ojos, más

distantes del margen anterior de la cabeza en el caso de *Neoponera*, así como en la carena de mejillas que va de cada ojo hacia la articulación de la mandíbula correspondiente en *Neoponera* (*Pachycondyla* no la tiene).

Algo parecido nos ofrecen dos especies de un mismo género *Dolichoderus*: *D. bispinosus* (fig. 19) y *D. abruptus* (fig. 22). La cabeza de *D. bispinosus* es más ancha, la de *D. abruptus* más estrecha, sus costados son fuertemente convergentes en el primer caso y poco convergentes en el último; las antenas son por lo general similares, siendo sin embargo más finas en el último caso; los escapos antenales son relativa y absolutamente más largos en el último caso. Otro ejemplo más nos ofrece el género *Camponotus* con *C. borellii* (fig. 38) y *C. bonariensis* (fig. 39). En ambos casos se trata de las obreras mayores. En este género las obreras son polimorfas y los distintos tipos de obreras (mayores, medianas, menores) no son comparables entre sí. Aunque la diferencia entre dos especies no es grande, se nota en seguida que los escapos antenales son desproporcionadamente gruesos en el primer caso, y desproporcionadamente finos en el último, sin hablar de otras diferencias. En fin, podemos encontrar grandes diferencias dentro de una misma especie. En las figs. 32 y 33, están representadas las obreras de *Camponotus chilensis*; la cabeza de la obrera mayor, corresponde a la fig. 32, la de la menor, a fig. 33. Se podría decir, que la cabeza de la obrera mayor de *C. chilensis*, se parece más a la cabeza de la obrera mayor de *C. bonariensis* (fig. 39) que a la cabeza de la obrera menor de la misma *C. chilensis*. Esto no es una excepción, sino más bien una regla, y en varios casos (por ejemplo en el caso de *C. punctulatus* y especies vecinas) las obreras menores pueden ser muy parecidas entre sí, de tal modo que la identificación de especies resulta imposible sin recurrir a las obreras mayores respectivas.

Otro ejemplo de la desigualdad del desarrollo dentro de una misma especie lo encontramos dentro del género *Pheidole*. En las figs. 34 y 35 están representados el soldado y la obrera de *Pheidole fimbriata*. En el género *Pheidole* los soldados corresponden a la obrera mayor, mientras que las obreras son monomorfas y muy distintas de los soldados. Llama la atención, que las cabezas del soldado y de la obrera sean de tamaño

muy distinto, mientras que la diferencia entre la conformación de las antenas es insignificante, por lo que las antenas del soldado parecen desproporcionadamente pequeñas. El volumen de la cabeza está relacionado con un fuerte sistema muscular que debe mover las también fuertes mandíbulas.

La diferencia entre el soldado y la obrera en el género *Pheidole* no se mantiene igual en todas las especies, sino que varía dentro del género, de tal modo que en algunas especies cazadoras, los soldados y las obreras no son tan distantes entre sí, como lo es en el caso de *P. fimbriata*. En cambio, en algunas especies granívoras esta diferencia puede llegar a dimensiones aún más exageradas.

Las aristas frontales pueden ser muy aproximadas, tal el caso de *Probolomyrmex boliviensis* Mann (fig. 16, las aristas frontales están indicadas por dos líneas un poco divergentes hacia atrás, que separan las articulaciones antenales), y en otros casos más o menos distanciadas entre sí. El caso extremo lo representa *Cephalotes atratus* (fig. 26), donde toda la frente de la cabeza forma algo como un escudo cuyos costados disimulan los costados de la cabeza, cubriendo o también las articulaciones mandibulares, así como las profundas escrobas antenales, en las cuales se colocan las mandíbulas. Distintas gradaciones del mismo fenómeno las encontramos en varias formas del género *Cyphomyrmex* (*C. rimosus cochui* nae, fig. 9, *C. quebradae*, fig. 10, *C. daguerrei vallense*, fig. 11) con la diferencia de que en estos casos el escudo de la frente tiene ciertas suturas, las cuales pueden ser acusadas o más o menos borradas).

En otros casos las escrobas antenales, pueden estar desarrolladas en otras formas, mientras que las escrobas antenales, aunque laterales y bien desarrolladas, no son suficientes para que los escapos pudieran colocarse dentro de ellas, ya por el hecho de que los escapos sobrepasan el margen occipital de la cabeza (*Basiceros singularis*, fig. 24). En *Paraponera clavata* (fig. 23), las escrobas antenales bien visibles, aunque no muy profundas, se colocan en la parte anterior de la cabeza entre las aristas frontales y los ojos.

Las combinaciones de caracteres morfológicos relacionadas con la desigualdad de su desarrollo son prácticamente in-

numerables. La fig. 5 representa la cabeza de una pequeña ponerina *Thaumatomyrmex zeteki*. Lo que llama la atención son las mandíbulas largas, finas, regularmente curvadas y provistas de largas y agudas espinas sobre su margen interior, las articulaciones antenales muy distanciadas entre sí (caso excepcional dentro de la subfamilia *Ponerinae*) y las antenas aunque compuestas de 12 artejos (cantidad máxima para las hormigas), tienen los artejos del funículo bien diferenciados entre sí. En cambio, los ojos no difieren mucho de la situación habitual para las hormigas, siendo convexos y no muy grandes.

Pseudomyrmex denticollis (fig. 6) se caracteriza por una combinación muy distinta, siendo las mandíbulas de tipo más o menos ordinario, las articulaciones antenales aproximadas entre sí, artejos del funículo casi no diferenciados (en tal sentido la diferencia entre *Thaumatomyrmex* y *Pseudomyrmex*, llama la atención!), la frente tiene tres ocelos además de grandes ojos, colocados sobre los costados de la cabeza.

Otra combinación de tipo singular la tenemos en *Dentromyrmex chartifex*, perteneciente al género sudamericano tropical (fig. 18), donde se destaca sobre todo el desarrollo de las antenas, muy largas en comparación con la cabeza y con los artejos del funículo muy poco diferenciados.

Dos especies de *Platythyrea*, a saber, *P. meinerti* Forel (fig. 15) y *P. angusta* Forel (fig. 21) manifiestan tanto cierta similitud como representantes de un mismo género, como también ciertos caracteres *genéricos* comunes en una combinación particular, distinta de la de otros géneros, como son las antenas gruesas, articulaciones antenales distantes entre sí y bien distanciadas del margen anterior de la cabeza y ciertos detalles como por ejemplo, el segundo artejo del funículo, que es más largo en comparación con cada uno de los restantes.

Dorymyrmex planidens (fig. 20) difiere sobre todo por la colocación de los ojos, los cuales están a cierta distancia de los costados de la cabeza, y no salen afuera de los contornos de la cabeza observada de frente. En este sentido algo parecido observamos en las especies de *Dolichoderus* (figs. 19, 22), pertenecientes a la misma subfamilia *Dolichoderinae*,

mientras que en otros casos los ojos, salen afuera de los contornos de la cabeza, aunque no siempre, como lo demuestran, por ejemplo, *Brachymyrmex physogaster* (fig. 29), y *Camponotus* (*Pseudocolobopsis*) sp. (fig. 28), pertenecientes los dos a la subfamilia *Formicidae*.

Por otro lado, los ojos pueden estar colocados en o cerca de la mitad de los costados de la cabeza, más cerca de sus ángulos ántero-laterales (*Forelomyrmex mayri*, fig. 37), cerca de los ángulos occipitales de la cabeza (*Ectatomma quadridens*, fig. 36), o en fin, sobre los ángulos occipitales de la cabeza (*Opisthopsis*, subfam. *Formicinae*).

Las articulaciones mandibulares se colocan ordinariamente cerca de los ángulos ántero-laterales de la cabeza, —sin embargo, hay casos en los que ellas se hallan situadas cerca del margen anterior de la cabeza y son alargadas formando algo como pinzas (*Daceton armigerum*, fig. 31, varios otros *Dacetini*, y sobre todo *Odontomachus* y *Anochetus*,— ambos de la subfamilia *Ponerinae*).

La forma de las mandíbulas representada en las figuras 6 (*Pseudomyrmex denticollis*) y 17 (*Ephebomyrmex naegelii*) puede ser interpretada como una de las más frecuentes. Tales mandíbulas se caracterizan por el borde exterior encurvado, el borde interior dentado (ordinariamente el diente apical es más largo que los demás) y el borde basal separado netamente del borde interior. Partiendo de esta forma como un punto de referencia podemos observar una gran variación en casos particulares con las formas extremas en el caso de *Thaumatomyrmex* (fig. 5), *Daceton* (fig. 31), y las formas menos exageradas, como en los casos de *Pachycondyla* (fig. 7), *Neoponera* (fig. 8), *Gigantiops* (fig. 30).

El género *Acanthostichus* puede dar un idea de las diferencias en la conformación de la cabeza entre el macho (fig. 3), obrera (fig. 4), y hembra (fig. 58). Solamente las antenas permiten suponer que se trate de organismos emparentados (escapos cortos y dilatados, funículos de 11 artejos en solo tres casos, artejos funiculares más anchos que largos), siendo las cabezas muy distintas en otros sentidos.

La diferencia es mucho más grande en el género *Eciton* sudamericano, así como en el género *Dorylus* paleotropical, donde los machos se parecen más a avispas, siendo buenos voladores, las hembras son ápteras y morfológicamente muy distintas de los machos mientras que las obreras son muy distintas de las formas sexuales siendo por su parte más o menos polimorfas. La diferencia es tan grande, que muchas especies de *Eciton* figuran en la sistemática con dos nombres distintos, uno para obreras y otro para machos, porque resulta imposible determinar a que obrera corresponde un determinado macho guiándose tan solo por las estructuras morfológicas. El hecho parece impresionante tomando en consideración que en tales casos las formas morfológicamente tan distintas tienen un mismo genotipo específico.

El dimorfismo sexual es por lo general muy variable entre las hormigas. En *Eriopheidole symbiotica* el macho (fig. 48) parece muy distinto de la hembra (fig. 46); difiere de ella por sus antenas (13 artejos en vez de 12 en la hembra, escapo muy corto, el primer artejo del funículo subglobular), por los ojos mucho más grandes y por las mandíbulas muy reducidas. Estas diferencias están en cierta correlación con las funciones particulares de cada uno de los sexos, siendo el acto de copulación la única tarea del macho, cuyo contacto con el medio exterior se reduce a pocas horas de vuelo nupcial. Los rasgos morfológicos de los sexos hacen recordar en este caso al género *Pheidole*, cuyo derivado filético representa seguramente el género *Eriopheidole*.

En *Paranamyrra solenopsis* (figs. 13, 14), la diferencia de estructuras morfológicas se halla suavizada, las antenas se componen de una misma cantidad de artejos (diez tanto en la hembra como en el macho), las mandíbulas son relativamente débiles (aunque más en el macho que en la hembra) y el parentesco con el género *Solenopsis*, cuyo parásito social es *Paranamyrra*, no parece tan claro.

El caso del macho de *Crematogaster hyperphyes* (fig. 12) da una idea del grado de "exageración" en el desarrollo de los órganos funcionalmente importantes (enormes ojos y ocelos) y de cierta degeneración menos importante para el cum-

plimiento de las funciones específicas del macho (antenas de 11 artejos, mandíbulas poco desarrolladas, véase también fig 45). Algo parecido observamos en *Odontomachus* donde las mandíbulas del macho están fuera de función ya por el grado de su reducción.

Los géneros *Ericapelta* (fig. 42), *Paraprionopelta* (fig. 43) y *Prionopelta* (fig. 44) están estrechamente emparentados y las antenas de sus machos manifiestan diferencias particulares fácilmente apreciables. Llama la atención que el macho de *Paraprionopelta* tenga antenas de tan solo diez artejos (y no 13 como en otros casos, y como es número máximo para las hormigas en general).

Algo parecido nos demuestran las antenas de machos de *Solenopsis* sp. (fig. 48, total 12 artejos, escapo corto, el primer artejo del funículo globular), *Pheidole* sp. (fig. 49, total 13 artejos, escapo corto, primer artejo del funículo globular) y *Acanthoponera* sp. (fig. 50, escapo corto, primer artejo del funículo anular, los restantes artejos del funículo casi no diferenciados).

Las figs. 40 (*Elasmopheidole subaberrans*) y 41 (*Acanthoponera* sp.), demuestran el desarrollo desigual de las antenas en relación con las dimensiones de la cabeza y de las escrobas antenales.

Los palpos maxilares y labiales tienen en las hormigas como máximo 6 y 4 artejos respectivamente, siendo los artejos poco diferenciados. *Brachymyrmex physogaster* (fig. 56) nos ofrece uno de los ejemplos. La evolución de los palpos se manifiesta por la reducción de número de artejos, y por su diferenciación. En *Leptothorax echinatinodis* (fig. 54) la reducción pasa por sus primeras etapas, así como la diferenciación de sus artejos, como en *Cephalotes atratus* (fig. 51), aunque en este último caso los palpos son muy pequeños con respecto a las dimensiones de las maxilas y labios respectivos. En *Solenopsis saevissima* (fig. 52) los palpos son muy pequeños, componiéndose tan sólo de dos artejos poco diferenciados. En *Solenopsis granivora* (fig. 53) y *Lilidris metatarsalis* (fig. 55) los palpos labiales se hallan menos reducidos que los maxilares, siendo los últimos rudimentarios.

Otro fenómeno observamos en *Dorymyrmex ensifer* (fig. 57). Se trata de los palpos maxilares solamente (macho-izquierdo, hembra-derecho), siendo el palpo de la hembra bien diferenciado, con desarrollo excesivo de los artejos tercero y cuarto.

C. *Formas de vida especializada*

El concepto de forma de vida ("Lebensform" en alemán, "life-form" en inglés), se refiere tanto a las plantas (Raunkiaer 1934 clasificación de las formas de vida vegetal, aunque muy incompleta), como a los animales. La forma de vida o lo que es lo mismo, el tipo biológico, está relacionada con cierto modo de vida y con las adaptaciones que permiten mantener ese modo de vida en un ambiente determinado asegurando así la existencia de la especie.

La siguiente enumeración de las formas de vida de las hormigas puede aclarar mejor el concepto.

Al lado de hormigas no especializadas, que pueden ser tanto primitivas como muy evolucionadas (en tales casos la falta de especialización se encuentra compensada por la labilidad del comportamiento de las hormigas de acuerdo con las condiciones de lugar y del momento), existen varios grupos más o menos especializados. Esta especialización toma distintas direcciones y llega a distintos niveles de perfección.

Las formas de vida especializada más representativas son:

- 1) hormigas *cazadoras* que persiguen su presa corriendo a gran velocidad y como es natural, son típicas del ambiente árido porque la vegetación rala no ofrece obstáculos a los movimientos veloces de las mismas;
- 2) hormigas *legionarias*, también carnívoras, pero con la diferencia de que no actúan individualmente como en el caso anterior, sino que forman columnas más o menos densas y atacan entonces en masa;
- 3) hormigas *granívoras*, que se alimentan de semillas que juntan en los alrededores del nido y almacenan en cámaras subterráneas;

- 4) hormigas que *crían pulgones y cochinillas* (los crían y no simplemente los visitan como hacen las hormigas no especializadas), una forma particular la constituyen las hormigas *hipogeas* que viven en una especie de simbiosis con las cochinillas radicales;
- 5) hormigas con *obreras fisogastres*, que tienen el abdomen distendido por la gran cantidad de alimento líquido que almacenan en su buche y que distribuyen luego entre los miembros de la colonia;
- 6) hormigas *tejedoras*, arborícolas que aprovechan sus larvas jóvenes en la construcción de sus nidos (véase más adelante);
- 7) hormigas *cultivadoras de hongos*;
- 8) hormigas *esclavizadoras*;
- 9) hormigas *parásitas sociales*.

Podemos plantear el problema en la siguiente forma. Si los factores ambientales (clima, etc.), son las causantes principales de la evolución y en particular del desarrollo de las formas de vida especializadas, tendríamos que encontrar las mismas formas de vida en regiones donde las condiciones son similares aunque se encuentren muy distantes entre sí, siempre que la edad geológica lo permita. Esta última observación es muy importante. El desarrollo de las formas de vida es un proceso histórico y como tal una función del tiempo. Admitiendo que todas las otras condiciones sean iguales, en las regiones donde un régimen ambiental es más antiguo, deben manifestarse las etapas más avanzadas del desarrollo de una misma forma de vida especializada.

Toda desviación de este esquema señalaría que nuestra premisa es equivocada y que el desarrollo de las formas de vida especializada no puede ser explicada por los efectos del medio ambiente.

Vamos a ver lo que dicen los hechos.

Primero. Las hormigas cazadoras del desierto se han desarrollado en formas distintas, a partir de raíces filéticas también distintas y en distintas partes del mundo, independientemente, y han llegado a distintos niveles de perfección funcio-

nal. En adelante nos vamos a ocupar de dos grupos, uno de Sudamérica y el otro del Mediterráneo, (junto con el norte de Africa, Asia Central y una parte de la India).

El grupo sudamericano lo representan los géneros *Dorymyrmex* y *Spinomyrma*, pertenecientes a la subfamilia *Dolichoderinae*, y ya considerados anteriormente (véase arriba), mientras que en el Mediterráneo tenemos el género *Cataglyphis* perteneciente a otra subfamilia, *Formicinae*. Así como *Dorymyrmex* y *Spinomyrma* constituyen las últimas ramificaciones de un linaje, que podemos seguir a partir del género *Iridomyrmex*, el género *Cataglyphis* está conectado con el género menos evolucionado *Proformica*, más diferenciado en Asia Central.

Lo que es muy interesante en este caso, y lo que por su parte demuestra la desigualdad del desarrollo en forma particular, es el hecho de que el género *Proformica* tiene conexiones tanto con *Cataglyphis*, que conquistó el desierto, como con el género *Formica*, cuya evolución tomó un rumbo muy distinto, constituyendo una rama filética distinta adaptada a las condiciones de vida en el ambiente más o menos húmedo de la zona templada del hemisferio boreal, hasta muy lejos hacia el norte. Las especies más evolucionadas del género *Formica*, carecen de una especialización alimenticia acentuada, son en parte carnívoras, pero no persiguen su presa corriendo a gran velocidad; sus nidos se caracterizan por estructuras que permiten acumular el calor solar en su interior facilitando de esta manera el desarrollo de la cría en ambientes de temperatura relativamente baja (una de las especies típicas de Europa es *Formica rufa* L. —hormiga roja del bosque, cuyos nidos tienen forma cónica, son más o menos altos y están compuestos principalmente de partículas vegetales— estos nidos tienen cierta similitud con los de *Acromyrmex lobicornis* de Argentina).

Al género *Formica* del hemisferio boreal corresponde biológicamente el género *Lasiophanes* en los bosques templados de Sudamérica, que ocupan una franja longitudinal (extendida a lo largo del meridiano) en el oeste de Patagonia, regiones colindantes de Chile y en Tierra del Fuego. El gé-

nero *Lasiophanes* pertenece a la subfamilia *Formicinae*, como *Formica*, y no tiene parientes cercanos en Sudamérica.

Sin embargo, las dos especies de *Lasiophanes* una arbórea y otra terrícola, muestran un grado de diferenciación incomparablemente inferior al de las decenas de especies de *Formica* del hemisferio boreal y sobre todo al de las que viven en el territorio de USA. Cabe agregar, que las especies menos evolucionadas del género *Formica*, es decir, menos distantes del género progenitor —*Proformica*—, viven en las regiones más australes, es decir, más cálidas y menos húmedas en comparación con las especies más avanzadas del mismo género, es decir, los más distantes de *Proformica*. Esto puede interpretarse como distintas etapas de la conquista progresiva de los bosques templados. El mismo sentido tiene el hecho de que en las áreas donde las especies menos y más evolucionadas viven dentro de un espacio bien limitado, se mantienen separadas ecológicamente, las especies primitivas prefieren lugares más soleados y secos, la sombra de los lugares más húmedos las especies más evolucionadas (*Formica rufa*, *F. sanguinea*, *F. exsecta*, *F. uralensis*).

La conclusión general con respecto al hemisferio boreal, es que el mismo tronco representado por *Proformica*, dio origen a dos ramas distintas, una de las cuales se lanzó a la conquista del desierto (*Cataglyphis*) y la otra a la del ambiente húmedo de la zona templada. Con respecto a Sudamérica, podemos decir que no hubo tal ramificación y que la especialización del linaje *Iridomyrmex* - *Araucomyrmex* - *Dorymyrmex* - *Spinomyrma*, resultó unilateral. Más aún, los otros géneros de *Dolichoderinae* cuya descendencia no está tan clara como la de *Dorymyrmex*, como son *Forelius*, *Conomyrma* y *Biconomyrma*, manifiestan la misma orientación hacia la formación de la misma forma de vida especializada, sin lograr sin embargo un éxito comparable con el de *Cataglyphis* en el hemisferio boreal.

¿En que consiste el mayor éxito de *Cataglyphis*? En otras palabras, ¿cuáles son los criterios de perfección en esta forma de vida particular? Como ya hemos dicho, estas hormigas corren a gran velocidad bajo los rayos del sol. Los movimientos rápidos crean el peligro del calentamiento excesivo del

cuerpo y evidentemente requieren adaptaciones especiales que permitan contrarrestar los efectos de la radiación solar. En el género *Cataglyphis* encontramos tres medios distintos que conducen al mismo fin. Algunas especies (*Cataglyphis pallidus* Mayr en los desiertos de Asia Central) tienen color amarillento muy claro, son traslúcidos y casi no dan sombra sobre el suelo (en Sudamérica observamos algo muy parecido en algunas especies de *Dorymyrmex*). Otras especies (grupos de *C. bicolor* y *C. albicans*) tienen colores no tan claros pero la articulación entre el tórax y el abdomen se modifica en tal forma que las hormigas pueden al salir del nido, levantar su abdomen hacia arriba verticalmente por lo que se disminuye la superficie del cuerpo expuesta a los rayos del sol (en *Dorymyrmex* se observa tan solo cierta tendencia incipiente en tal sentido, *D. planidens* Mayr es una especie de los arenales de la zona árida). Finalmente, una especie (*Cataglyphis bombycinus* del norte de Africa) no puede levantar su abdomen hacia arriba y logra una protección más eficaz contra el calor, mediante una pubescencia densa, de color claro, que cubre todo el cuerpo y refleja los rayos del sol. Según la observación de A. Forel, las hormigas corren a tanta velocidad que no se ven los contornos del cuerpo y parece que un hilo de color de plata se desliza zigzagueando velozmente sobre la superficie del suelo. Claro está que esta aptitud para mantener gran velocidad de movimiento bajo altas temperaturas y radiación solar directa, debe tener una importancia biológica positiva.

En este sentido las hormigas cazadoras de Sudamérica, son inferiores en comparación con *Cataglyphis* del Mediterráneo. Varias "tentativas" de elaborar esta forma de vida (*Dorymyrmex*, *Forelius*, *Conomyrma*...) no las llevaron a efectos comparables con *Cataglyphis*, demostrando la desigualdad del desarrollo también en este sentido.

Para completar el cuadro conviene destacar además, que dentro del género *Cataglyphis* las especies menos evolucionadas, es decir, menos distantes de *Proformica*, ocupan las partes periféricas, menos áridas del área del género (como por ejemplo, *Cataglyphis cursor*, cuyas distintas formas se encuentran tanto en la cuenca inferior del río Volga, como en las regiones montañosas de Asia Central, donde viven a altu-

ras considerables) y que cuando habitan un espacio limitado están diferenciadas ecológicamente, lo mismo que ocurre, aunque en formas distintas, en el género *Formica*.

En Sudamérica la situación es distinta y el género *Araucomyrmex* (ver más arriba), ocupa, con respecto al género *Dorymyrmex*, una posición similar a la de las especies menos evolucionadas de *Cataglyphis* en relación con sus especies más evolucionadas. Aunque las manifestaciones concretas son distintas, el sentido de las relaciones es el mismo, la conquista del desierto mediante la elaboración de una forma de vida bien determinada, con distintas posibilidades genéticas y con distintos efectos de la evolución.

En este caso la diferencia en los efectos no puede ser atribuida a las diferencias en la duración del proceso, aunque tampoco es posible afirmar que los desiertos del Mediterráneo y de Sudamérica, tengan una misma edad geológica. Lo que está claro es que en ambas áreas, los desiertos no constituyen un fenómeno reciente y que tienen una antigüedad considerable (probablemente desde los principios del período terciario, véase Kusnezov 1951). Por otro lado se puede afirmar que la evolución en los desiertos de Sudamérica, difícilmente puede igualarse, en lo que a duración se refiere, con la evolución en el Mediterráneo, porque el área de la zona árida sudamericana es mucho menos extensa. Sin embargo, en este caso, las particularidades intrínsecas del linaje intervienen como una incógnita más. Las predisposiciones genéticas a evolucionar en un sentido determinado pueden ser distintas.

El hecho de que las especies de *Dorymyrmex* no se encuentran en el territorio de Chile, mientras que son dominantes en Argentina, al otro lado de la Cordillera de los Andes, tiene gran importancia, pues sugiere que el género *Dorymyrmex* se ha formado después del ascenso de los Andes, que representan actualmente el obstáculo orográfico que impide la invasión del territorio chileno por parte de *Dorymyrmex*. En la parte argentina *Dorymyrmex* llega, por lo menos, a 4000 metros sobre el nivel del mar (por ejemplo en los alrededores de San Antonio de los Cobres, Salta) y sin embargo no llegan a la altura de los pasos de la cadena principal.

No podemos decir con toda seguridad cuándo se levantaron los Andes en su forma actual, ni tampoco afirmar que el límite altitudinal de *Dorymyrmex* observado actualmente sea igual al de épocas geológicas pasadas; no se puede reconstruir el proceso con todos sus detalles.

Al mismo tiempo la desigualdad del desarrollo está fuera de toda duda. Este fenómeno se manifiesta además en Sudamérica, por las tendencias de algunos otros géneros que tienen la misma forma de vida de la hormiga cazadora, que corre rápidamente sobre el suelo persiguiendo su presa. Tenemos varios ejemplos. Uno de ellos es *Pogonomyrmex cunicularius* Mayr, especie de doble especialización, granívora, como otras especies del mismo género y cazadora como excepción dentro de *Pogonomyrmex*. Las hormigas corren a una velocidad considerable doblando el abdomen, articulado con el tórax en forma muy flexible, hacia adelante, por debajo del tórax. Ambas especializaciones resultan de un nivel poco elevado. Otro ejemplo lo representa una de las especies del género *Ectatomma* (subfamilia *Ponerinae*), *E. quadridens* F. abundante en el Chaco, que pasa por las primeras etapas de su especialización e interrumpe sus actividades en las horas más calurosas, por falta de adaptaciones que le permitan evitar el sobre-calentamiento del cuerpo, como se puede suponer ya por su color oscuro. *Pseudomyrmex denticollis* Emery ofrece un ejemplo más; es la única especie terrícola dentro de su género (las demás son arborícolas), y de poca especialización como hormiga cazadora del tipo que estamos considerando. El género *Pheidole* tiene varias especies cazadoras, entre ellas el grupo de *Pheidole bergi* Mayr, tampoco de muy elevado nivel de especialización. Se podría agregar varios ejemplos más que demuestran la tendencia hacia el desarrollo de esta misma forma de vida especializada a partir de raíces filíticas distintas y con resultados también distintos.

El tipo de hormigas cazadoras del desierto se origina en forma independiente en varios grupos y en distintas partes del mundo. Tales hechos son muy significativos en relación con los referentes a otras formas de vida especializada, que sin embargo no aparecen en forma independiente en varias partes del mundo y representan casos únicos de especialización.

muy complicada que no tienen paralelos fuera de su área natural. Tales son, por ejemplo, las *hormigas cultivadoras de hongos*, de origen neotropical y las *hormigas tejedoras* paleotropicales.

Mientras que en el caso de las hormigas cazadoras, se trata a fin de cuentas de las posibilidades genéticas de *un solo* linaje, la aparición de las hormigas cultivadoras de hongos, presupone la coincidencia en tendencias evolutivas de dos componentes del conjunto biosocial, uno de los cuales es la hormiga y el otro el hongo. La elaboración evolutiva del tipo de la hormiga tejedora está relacionada con el desplazamiento de ciertas fases del ciclo ontogenético (maduración de las glándulas sericíparas ya en las larvas jóvenes y ninfas sin capullo), a la par que con cambios en el comportamiento de las hormigas adultas. Algo parecido tenemos en el caso de las hormigas hipogeas (*Rhizomyrma* en Sudamérica) que mantienen relaciones simbióticas con las cochinillas radicales (Bünzli).

En todos estos casos el origen de una forma de vida complicada depende de la coincidencia de varios factores originariamente independientes, lo que hace tal coincidencia estadísticamente muy poco probable. Anticipando la discusión ulterior, podemos formular una regla: *cuanto más complicada es una forma de vida, tanto menos probable resulta su origen independiente*, o, dicho en otra forma, *la probabilidad de repetición de una forma de vida especializada se halla en relación inversa con el grado de su complejidad*.

Segundo. Las hormigas *granívoras* representan una forma de vida que de por sí no es complicada. Para su realización son necesarias ciertas predilecciones alimenticias y como estímulo complementario la escasez de alimento en ciertas épocas del año, lo que se observa sobre todo en las áreas áridas y semiáridas. Como fenómeno bastante simple y por eso de relativamente fácil realización, esta forma de vida se ha desarrollado independientemente en distintas partes del mundo y en base a distintas raíces filéticas. Presentan hasta cierto grado un paralelo con las hormigas cazadoras consideradas anteriormente. La etapa más avanzada en el desarrollo de

esta forma de vida la observamos en el Viejo Mundo, especialmente en el Mediterráneo y regiones adyacentes, hasta el sur de Africa, donde vive el género *Messor*, cuya biología llamó la atención del hombre ya desde la antigüedad. Precisamente a esta hormiga menciona Salomón en sus Proverbios: "... *ve a la hormiga, oh perezoso, y sé sabio...*"

Las hormigas del género *Messor* anidan en el suelo, forman colonias muy populosas y son dominantes en los conjuntos faunísticos de su área. Las actividades de las hormigas en lo que al acopio de semillas se refiere, se hallan condicionadas por el ciclo del desarrollo de ciertas especies vegetales. En el momento oportuno llegan las hormigas, algunas suben a las plantas para arrancar las semillas, otras las recogen del suelo y las llevan al nido. Ya dentro del nido, las semillas son despojadas de sus glumillas y almacenadas en los depósitos, los desechos son sacados afuera y depositados alrededor de los orificios de entrada, formando acumulaciones chatas de hasta más de 1-2 metros de diámetro. Por eso los nidos de *Messor* son visibles desde una distancia considerable. Los caminos que parten en todas direcciones de los orificios de entrada, sirven para el acarreo de semillas y son mantenidos por las hormigas. Estos caminos son de aspecto parecido a los de *Acromyrmex* de Sudamérica y satisfacen la misma necesidad de facilitar el transporte de cargas, semillas en un caso, pedazos de hojas y otras partículas vegetales en el otro.

Las semillas almacenadas en los depósitos subterráneos se hallan bien clasificadas y bien conservadas. Las hormigas suelen echar afuera las semillas que empiezan a germinar.

El trabajo de las hormigas fuera del nido parece bien coordinado: explotan la vegetación que crece alrededor de sus nidos sector por sector y aprovechan sus caminos formando hileras; unas vienen del nido por la carga, otras vuelven con semillas entre sus mandíbulas.

Las actividades de las hormigas están subordinadas a las condiciones del tiempo, de tal modo, que en la estación calurosa las hormigas están en actividad temprano por la mañana y al caer la tarde, con un intervalo durante las horas de más calor, mientras que en la estación fría son más activas hacia el mediodía. No existen adaptaciones para contrarrestar

los efectos del calor (diferencia con *Cataglyphis*) y tampoco son necesarias dado el modo de vida de estas hormigas.

Tal es la situación en la especies más evolucionadas de hormigas granívoras, —por ejemplo en *Messor barbarus*— una de las especies más comunes en el Mediterráneo. Esta etapa avanzada de la evolución, se caracteriza por un grado relativamente mayor de homeostasis biosocial, así como por un mayor control del ambiente por parte de las hormigas.

Las especies menos evolucionadas del mismo género *Messor* forman colonias menos populosas, no siempre construyen caminos, trabajan en forma menos ordenada y ejercen relativamente menor control sobre el ambiente.

Esta forma de vida se ha desarrollado en varias tribus de una misma subfamilia, *Myrmicinae*.

Tribus *Myrmicini*, *Pogonomyrmex*, género americano.

„ *Pheidolini*, *Elasmopheidole*, Sudamérica.

Pheidole, casi cosmopolita.

Messor, Mediterráneo y regiones adyacentes.

Novomessor, Norte América.

Veromessor, Norte América.

Oxyopomyrmex, sur de la región paleártica.

„ *Meranoplini*, *Meranoplus*, paleotropical.

„ *Solenopsidini*, *Solenopsis*, casi cosmopolita.

Holcomyrmex, región oriental.

„ *Pheidologetini*, *Pheidologeton*, paleotropical.

„ *Tetramorini*, *Tetramorium*, Viejo Mundo, Norte América.

Los hábitos granívoros del género *Melophorus* (Australia, subfamilia *Formicinae*) necesitan confirmación.

Para la mayor parte de estos géneros los hábitos granívoros representan un fenómeno facultativo, que se observa en algunas especies y en algunas partes del área general del género correspondiente. En otros casos una misma especie puede ser tanto granívora como cazadora, como sucede con *Pogonomyrmex cunicularius* ya mencionado anteriormente.

Los géneros más avanzados de hormigas son *Messor* y *Holcomyrrex* de las regiones áridas del Viejo Mundo, con los centros principales de diferenciación en la parte austral de la región paleártica y en la India. En Sudamérica esta forma está representada por los géneros *Pogonomyrmex*, *Elasmopheidole*, por algunos grupos del género *Pheidole* (especialmente el grupo *Pheidole spininodis*) y por algunas especies de *Solenopsis* (subgénero *Granisolenopsis* que además de obreras pequeñas y monomorfas tiene soldados con la cabeza desproporcionadamente grande).

El nivel de especialización de las hormigas granívoras sudamericanas es inferior al de *Messor*, sus colonias no son muy populosas, no construyen caminos de abastecimiento, los depósitos subterráneos de semillas no son grandes y casi no hay acumulación de glumillas alrededor de los orificios de entrada.

En este sentido se observa cierto paralelismo con las hormigas cazadoras discutidas anteriormente (véase más arriba) y las causas del atraso evolutivo pueden ser similares, aunque actualmente no se lo puede afirmar por falta de datos suficientes.

Al mismo tiempo la desigualdad del desarrollo de esta forma de vida está fuera de toda duda, como un hecho completamente real.

Tercero. Las hormigas cultivadoras de hongos forman una sola tribu, *Attini*, dentro de la subfamilia *Attinae*, no tienen ningún paralelo con otros grupos de hormigas y se encuentran solamente en América.

Los géneros de esta tribu pueden ser clasificados en la siguiente forma:

A. subtribus *Palaeoattini*

1. *Apterostigma*
2. *Myrmicocrypta*
3. *Mycocepurus* (*)

(*) Los datos de Kempf en su revisión de *Mycetarotes* (1960), ponen en evidencia que este género debe ser colocado en el límite entre *Palaeoattini* y *Neoattini*, siendo los rasgos estructurales del macho, especialmente las de las antenas más primitivos en comparación con los de la obrera.

La desigualdad del desarrollo dificulta la tarea de la clasificación.

B. subtribus *Neoattini*

4. *Mycetarotes*
5. *Cyphomyrmex*
6. *Mycetosoritis*
7. *Mycetophylax*
8. *Paramycetophylax*
9. *Sericomyrmex*
10. *Trachymyrmex*
11. *Acromyrmex*
12. *Pseudoatta*
13. *Atta*.

La subtribu *Attini* fue separada como tal del resto en base a las estructuras antenales de carácter primitivo de los machos, similares a las de la mayoría de los géneros de hormigas, mientras que en la subtribu *Neoattini* las antenas del macho están secundariamente "feminizadas" (véase más arriba). Todos los otros caracteres de *Palaeoattini*, tanto estructurales como bionómicos, permiten considerarla como una capa relativamente más primitiva dentro de la tribu *Attini*. Los tres géneros de esta subtribu, forman colonias poco populosas, en lugares donde el suelo no sufre los efectos de la sequía (son hormigas mesófilas), están ligados a las áreas boscosas de la zona tropical y subtropical y usan para el cultivo del hongo tanto excremento como partículas vegetales.

Morfológicamente los tres géneros de *Palaeoattini* son muy distintos entre sí, de modo que no es posible derivarlos uno de otro, lo que sugiere la idea de que se trata de ramificaciones laterales independientes de un tronco ancestral desconocido, "grupos experimentales", que no han podido llegar a la dominancia.

En la subtribu *Neoattini* la situación es mucho más complicada. Los géneros *Mycetarotes*, *Cyphomyrmex* y *Mycetosoritis*, son también hormigas de tamaño pequeño, mesófilas, que forman colonias poco populosas y son propias sobre todo de las zonas tropical y subtropicales. Los géneros *Mycetophylax* y *Paramycetophylax* son en cambio xerófilos, el primero bastante frecuente y a veces dominante en las regiones áridas y

semiáridas de Sudamérica, y el último sólo de la zona árida de Argentina. Como los géneros del grupo anterior también son de tamaño pequeño y forman colonias poco populosas, aunque a veces (especialmente *Mycetophylax*) son muy abundantes dentro de su área (por ejemplo, en el Chaco). Morfológicamente representan un grupo aparte, que al lado de caracteres comunes con otras *Attini*, tiene caracteres particulares. Uno de tales caracteres es la presencia de pterostigma en ambos géneros y de una celda radial abierta en *Mycetophylax*. Todas las otras *Attini* carecen de pterostigma, lo que representa un fenómeno excepcional dentro de la familia *Formicidae*, y tienen la celda radial perfectamente cerrada.

Por lo general las *Attini* tienen nervaduras de tipo singular e inconfundible, y solamente *Mycetophylax* y *Paramycetophylax* que por sus nervaduras hacen recordar a otras *Myrmicinae* se destacan como algo excepcional dentro de la tribu.

Todo esto hace pensar que *Mycetophylax* y *Paramycetophylax*, son derivados relativamente antiguos de un tronco ancestral desconocido, adaptados a las condiciones del desierto. *Mycetophylax* se mantiene activo aún durante los meses de la sequía invernal, salen para juntar partículas vegetales y excrementos necesarios para el mantenimiento del cultivo del hongo. Los nidos se destacan por el color de la tierra extraída del interior que forman pequeños conos alrededor de los orificios de entrada de 2-3 mm de diámetro. La diferencia de color en comparación con el del suelo, ya por sí sola sugiere la idea de que los nidos llegan a considerable profundidad, lo que comprueban las excavaciones. Las cámaras con hongueras (una sola por colonia) pueden estar colocadas a más de 1 metro por debajo de la superficie del suelo, lo que es mucho para estas pequeñas hormigas.

A un metro y más de profundidad las fluctuaciones de la temperatura, ya son insignificantes aún en el desierto y el medio tiene suficiente humedad como para permitir el cultivo del hongo durante todo el año. La adaptación a la vida en ambiente árido, resulta eficiente para asegurar la existencia de la estirpe. Puede ser también que el vuelo nupcial de *My-*

cetophylax, que se caracteriza por su gran intensidad (*) contribuya en parte a la solución del problema de la supervivencia.

Sericomyrmex es un género esencialmente tropical poco conocido todavía, mientras los géneros *Trachymyrmex*-*Acromyrmex*-*Atta* representan una sola línea del desarrollo evolutivo; que comienza en los ambientes cálidos con sustrato húmedo y con especies que nunca llegan a la dominancia; termina con las especies que dominan en varios tipos de ambiente, tanto húmedos como áridos y pueden llegar a grandes alturas en los Andes (*Acromyrmex striatus* es muy común en los alrededores de La Quiaca, Jujuy, a más de 3400 m sobre el nivel del mar).

El progreso morfológico se manifiesta por el paulatino aumento del tamaño individual, por la población de las colonias cada vez mayor y por el desarrollo del polimorfismo en la casta obrera. Las obreras de *Trachymyrmex*, son todavía pequeñas (entre 4 y 6 mm), casi estrictamente monomorfas y de todos modos muy poco variables. Las obreras de *Acromyrmex* llegan a dimensiones mucho mayores, la variabilidad individual es muy grande (las obreras mínimas pueden ser de tamaño menor aún que las de *Trachymyrmex*), aparecen además los primeros síntomas de polimorfismo (diversidad de proporciones), aunque la división de trabajo entre los individuos de distinta talla no es muy neta todavía.

Finalmente las especies de *Atta*, son de tamaño mayor aún, con polimorfismo de obreras bien desarrollados (aparecen soldados con cabeza grande y mandíbulas fuertes, defensores de la colonia), y con dimorfismo sexual más acusado que en *Acromyrmex*, donde las hembras y los machos no difieren en lo que a tamaño se refiere.

Las colonias de *Trachymyrmex* son pocas populosas, las hormigas no construyen caminos de abastecimiento. Todas sus especies son más o menos mesófilas y no se encuentran en ambiente árido.

Las colonias de *Acromyrmex* son mucho más populosas, las hormigas construyen caminos radiales, trabajan en forma más coordinada y los nidos son de estructura variable, notándose tanto diferencias específicas, como dentro de una misma

(*) La intensidad del vuelo se manifiesta por gran cantidad de enjambres que se forman casi diariamente durante la época del vuelo.

especie, de acuerdo con las condiciones locales; cuando se trata de las especies ecológicamente más plásticas (*Acromyrmex lundii*, *Acromyrmex lobicornis*, véase Bonetto 1959).

Las colonias de *Atta*, son aún más populosas y los nidos relativamente más grandes. Así por ejemplo, los nidos de *Atta vollenweideri* Forel, que presentan túmulos no muy altos compuestos por partículas de tierra extraídas del interior; miden de 6 a 8 metros de diámetro y tienen numerosos orificios de entrada, de los cuales parten caminos radiales que van hasta unos 50-100 metros del nido. Tanto *Acromyrmex* como *Atta* viven indistintamente en ambientes húmedos o áridos (*Atta saltensis* vive en el desierto de la provincia de La Rioja), con la diferencia de que las especies de *Acromyrmex* en Sudamérica, van más lejos hacia el sur y más hacia arriba en la montaña, en comparación con *Atta*. Esta diferencia se la atribuye a la edad geológica de *Atta inferior* en comparación con *Acromyrmex*. Al originarse en la zona tropical húmeda de Sudamérica, el género *Atta* no ha tenido todavía suficiente tiempo para adaptarse a las condiciones en las regiones extra-tropicales, lo que pudo hacer el género *Acromyrmex* debido a su mayor antigüedad. Toda la información disponible está en favor de esta interpretación. El área de mayor diferenciación específica de *Atta* se halla precisamente en la zona tropical húmeda. En cambio el género *Acromyrmex*, relativamente poco representado en el área dominada por *Atta*, tiene el centro de mayor diferenciación en el litoral de Argentina y en las regiones adyacentes de Brasil y Uruguay. En la provincia de Santa Fe, Argentina, son comunes ocho especies de *Acromyrmex*, por lo menos en determinados tipos de ambiente, como por ejemplo *Acromyrmex ambiguus* en las tierras arenosas del albardón costero del río Paraná, o *Acromyrmex coronatus* en pleno monte chaqueño del norte de la provincia. Otras especies pueden coexistir en áreas reducidas, destacándose en seguida por el aspecto diferencial de sus nidos, como por ejemplo *Acromyrmex lobicornis*, *A. heyeri*, *A. striatus* y *A. hispidus* entre Santa Fe y Rosario (Bonetto 1959).

Por último el género *Pseudoatta* es un derivado de *Acromyrmex*, en cuyos nidos vive en calidad de parásito social sin obreras propias. Morfológicamente *Pseudoatta* es muy pareci-

da a *Acromyrmex* y uno de sus caracteres diferenciales es el número de artejos antenales igual en ambos sexos (11, en vez de 11 y 13 en *Acromyrmex* y en otro géneros de *Attini*), lo que es bastante frecuente en las hormigas parásitas sociales donde la "feminización" de las estructuras masculinas alcanza mayor grado que en los grupos normales con obreras propias.

El hecho de que las *Attini* no se encuentran en el territorio de Chile, significa que se originaron en otra parte de Sudamérica, en una época relativamente reciente. La posibilidad de una extinción ulterior es muy poco probable, por que las *Attini* son dominantes dentro de su área y manifiestan gran adaptabilidad a muy diversas condiciones ambientales.

Teniendo en cuenta el grado de diferenciación de todo el grupo puede situarse su lugar de origen en la zona tropical brasileña, tal vez entre Matto Grosso, San Pablo y el litoral argentino, aunque sin poder afirmarlo ni precisar detalles. El valle mismo del Amazonas puede ser considerado como una área secundaria porque las *Attini* son sustancialmente terrícolas.

De acuerdo con esta interpretación las *Attini* que se encuentran en Norteamérica (*Cyphomyrmex*, *Mycetosoritis*, *Trachymyrmex*, *Acromyrmex*, *Atta* en USA, Creighton, 1950), así como en la parte extra-tropical de Sudamérica (los mismos géneros más *Mycetophylax* y *Paramycetophylax* de la zona árida argentina) deben ser consideradas como producto de migraciones consecutivas desde el centro de desarrollo hacia la periferia del área de la tribu, migraciones acompañadas naturalmente por cambios evolutivos.

Lo que está completamente claro es que las *Attini* son de origen sudamericano y que no existe nada parecido en otras partes del mundo, un caso singular que manifiesta la desigualdad del desarrollo evolutivo de la vida.

En el año 1912, A. Forel describió *Proatta butteli* procedente de Singapur, suponiéndola representante de la tribu *Attini*, aunque al lado de cierta similitud, especialmente con el género *Mycocepurus*, hay diferencias morfológicas (conformación del clipeo, del epinoto, de los tarsos anteriores, antenas de 12 artejos) que no justifican su inclusión en ella.

Además, no se conoce nada con respecto a su biología. N. Weber (1958) al revisar los tipos en las colecciones de Forrel (Génova) y Santschi (Basel) ha llegado a la conclusión de que se trata de un caso de convergencia.

La evolución de las hormigas cultivadoras de hongos, fue discutida últimamente por N. Weber (1958).

Podemos admitir que el proceso comenzó con el desarrollo espontáneo de ciertos hongos sobre los excrementos de las hormigas, en o cerca del nido. Las propiedades bioquímicas de estas defecaciones restringieron el crecimiento de ciertos hongos, mientras que algunos de ellos llegaron a un desarrollo exuberante bajo tales condiciones, y por una coincidencia de circunstancias resultaron comestibles para las hormigas. Agregando los excrementos de otros insectos y más tarde sustancias vegetales, las hormigas crearon sus jardines de hongos. Un cultivo vigoroso de un determinado hongo fue mantenido, por lo menos en parte, por las propiedades antibióticas del sustrato y de la saliva de las hormigas. Los cultivos de hongos en los hormigueros son puros, de una determinada especie mantenida en estado vegetativo. Esto comprueba la presencia de ciertas sustancias antibióticas. En las colonias debilitadas las hongueras, invaden los hongos secundarios inútiles, lo que significa que la pureza de los cultivos se debe a los cuidados dispensados por las hormigas.

En las etapas iniciales del desarrollo de una nueva colonia, los excrementos de la hembra fecundada, que comienza a trabajar sola, excavando la primera cámara y creando una nueva honguera, representan el sustrato para el cultivo y recién después se agregan partículas vegetales. Las sustancias vegetales, como hojas y flores, son mucho más abundantes y más fáciles de conseguir en los alrededores de los nidos que los excrementos, por eso la utilización de sustancias vegetales como sustrato para el cultivo del hongo marca una etapa de gran importancia en el desarrollo de las hormigas cultivadoras de hongos y permite la formación de colonias muy populosas.

Aunque el cultivo de hongos por las hormigas surgió a partir de contactos esporádicos y accidentales, el actual está lejos de ser puramente mecánico, sino mucho más íntimo.

Weber en su exposición subraya la pureza del cultivo en un ambiente donde es inevitable la aparición de esporas de otros hongos y de bacterias cuyo desarrollo debe ser impedido por las hormigas, las que se valen no solamente de procedimientos mecánicos, con los que sería muy difícil combatir a los organismos invasores, sino también de sustancias, todavía no estudiadas, de efecto selectivo, lo que hace la simbiosis entre la hormiga y el hongo muy orgánica y de muy difícil realización. No es un conjunto, vamos a decir artificial de dos organismos distintos, sino un sistema funcional, donde cada uno de los dos componentes depende del otro.

Los hongos cultivados por las hormigas son *Basidiomycetes* y pertenecen a los géneros *Lepiota* y *Pholiota*. Solamente éstos entraron en simbiosis con las hormigas, perdieron su esporóforo y se reproducen vegetativamente ayudados por las hormigas. Sus hifas desarrollan dilataciones que son aprovechadas por las hormigas como alimento. (*)

Cualesquiera sean los detalles del proceso, no cabe duda de que el origen de las hormigas cultivadoras de hongos es una consecuencia natural de toda una serie de coincidencias en el comportamiento fisiológico y evolutivo de ambos componentes del conjunto, es decir, de la hormiga, y del hongo, y ya por eso debe ser considerado como un fenómeno estadísticamente poco probable. Por este motivo, el fenómeno apareció en Sudamérica y en ninguna parte más. La suposición eventual de que las cultivadoras de hongos podrían haber existido en el Viejo Mundo extinguiéndose luego, no puede ser aceptada, porque dentro de su área neotropical las *Attini* demuestran gran adaptabilidad a varios tipos de ambiente y son frecuentes y numéricamente abundantes, lo que hace muy poco probable la extinción.

Algunas experiencias basadas en la introducción de *Acromyrmex* y *Atta* podrían aclarar el problema, pero... ¿quién autorizaría tales experimentos dado el carácter de estas hormigas como insectos perjudiciales para la agricultura?

(*) Estos datos pertenecen a Neal A. Weber. La identificación de los hongos normalmente cultivados por las hormigas, no está clara todavía (véase Goetsch y Stoppel, 1940).

La aparición de las hormigas cultivadoras de hongos es un caso excepcional y hasta ahora único. Las relaciones de convivencia entre los hongos y las termitas y ciertos coleópteros no pueden ser equiparadas con el cultivo de los hongos por las hormigas.

Cuarto. Las hormigas tejedoras (Weberameisen en alemán, weaver-ants en inglés), llegan al más alto nivel de especialización en el género *Oecophylla* de la subfamilia *Formicinae*. Son hormigas arborícolas y sus nidos, colocados en las copas de los árboles, están contruidos con hojas unidas entre sí, por las márgenes mediante la seda producida por las glándulas sericíparas de sus larvas.

Muchas *Formicidae* tienen ninfas envueltas en capullos tejidos con seda segregada por las glándulas sericíparas de las larvas, en una etapa avanzada de su desarrollo. En cambio las ninfas de *Oecophylla* carecen de capullos y las glándulas sericíparas no sirven ya para este fin y se forman y funcionan en una etapa temprana del desarrollo larval.

Este desplazamiento temporal del desarrollo de las glándulas de las larvas, —caso particular de desigualdad de desarrollo—, aparentemente no tiene sentido biológico identificado con la producción del capullo, porque como ya hemos dicho, las ninfas carecen de capullos.

Sin embargo, las hormigas aprovechan este desplazamiento del desarrollo para la construcción de sus nidos. Mientras las obreras mayores de *Oecophylla* tratan de acercar los bordes de las hojas, las obreras menores que llevan a las larvas entre sus mandíbulas las aprovechan como singulares “utensilios”. Las secreciones larvales se endurecen en seguida al tomar contacto con el aire y unen los bordes de las hojas con una especie de hilo sedoso.

El género *Oecophylla* se halla distribuido en los países paleotropicales: Africa, India, Indonesia, Nueva Guinea, Noroeste de Australia.

En otros géneros encontramos cierta aproximación a esta forma de vida. En la región paleotropical algunas especies del género *Polyrhachis* (de la misma subfamilia *Formicinae*) construyen nidos de tipo parecido, aprovechando eventual-

mente las larvas. En Sudamérica, según se sabe, solamente *Camponotus senex* usa sus larvas para construir nidos. Estos son sedosos, de forma globular, colgados de los árboles. En América Central (Guatemala) *Camponotus formiciformis* construye nidos sedosos, y sus ninfas tienen capullos. Evidentemente las glándulas sericíparas tienen una doble función, sirven tanto para la construcción de los nidos como para la preparación de capullos.

La fauna de Sudamérica se caracteriza por varios grupos de hormigas arborícolas, entre ellos la tribu entera de *Cephalotini*, géneros *Pseudomyrmex*, *Leptothorax*, *Dolichoderus*, *Azteca*, etc. Algunas de estas hormigas arborícolas muestran relaciones íntimas con ciertas especies vegetales y sin embargo no hay nada que pueda identificarse con la forma de vida representada por el género *Oecophylla*.

La desigualdad del desarrollo es completamente clara. Las condiciones del ambiente anorgánico no pueden explicar este fenómeno cuyas causas se hallan evidentemente en la vida misma, en la constitución hereditaria de los organismos, en este caso hormigas, así como en las singularidades de la evolución de cada grupo particular.

Quinto. Las hormigas esclavizadoras pueden ser facultativas, cuando pueden vivir tanto con esclavas, como sin ellas, u obligadas cuando no pueden vivir sin sus esclavos, que pertenecen a un género o por lo menos a una especie distinta.

Un caso típico de especialización avanzada lo ofrece el género *Polyergus* (*Formicinae*). Las obreras de este género tienen mandíbulas falciformes con un diente terminal punzante, están bien adaptadas para pelear contra otras hormigas cuando invaden los nidos de éstas. La finalidad de tales invasiones es la de robar larvas y ninfas que llevan luego a su propio nido donde les proporcionan con el tiempo obreras adultas-esclavas.

Las colonias de *Polyergus* se componen de formas sexuales y de obreras que en realidad son soldados y además obreras de otras hormigas, que son sus esclavas. Las esclavas de *Polyergus* pertenecen a distintas especies del género *Formica*, género emparentado con *Polyergus* y que ocupa en la escala evolutiva

un peldaño inferior. Ya dentro del género *Formica* existen esclavizadoras facultativas. En el género *Polyergus* se llega a la obligatoriedad. La especialización unilateral de las obreras de *Polyergus* les permite vencer sin dificultad la resistencia de las defensoras del nido invadido, en cambio no son capaces de alimentarse sin ayuda de sus esclavas y reciben el alimento por regurgitación.

Excavando un nido de *Polyergus* se puede encontrar tanto insectos adultos de ambas especies (esclava y esclavizadora, —de esta última obreras, hembras y eventualmente machos—) como larvas y ninfas, que también pertenecen a ambas especies, las de la especie esclava, traídas desde afuera, y las de la esclavizadora, nacidas en el nido. Todas estas larvas y ninfas son cuidadas por las obreras de la especie esclava. Solamente la especie esclavizadora se reproduce normalmente en el nido de *Polyergus*, mientras que los individuos de la especie esclava deben ser traídos desde afuera antes de ser adultos y este es precisamente el objeto de las incursiones de las columnas de *Polyergus* en los nidos de *Formica* que se encuentran en los alrededores de su propio nido.

El desarrollo de esta forma de vida presupone ciertas predisposiciones de parte de la esclavizadora y de la especie esclava. El fenómeno aparece en forma incipiente dentro del género *Formica*, donde las especies esclavizadoras (*F. sanguinea*, etc.) se caracterizan por su mayor actividad y hasta agresividad, mientras que las especies esclavas facultativas (todas pueden vivir en forma independiente) son siempre más o menos “tímidas” (*Formica fusca*, *rufibarbis*, etc.).

Estas mismas especies “tímidas” sirven de esclavas para *Polyergus*. Los dos géneros están relacionados entre sí, tanto filéticamente, porque *Polyergus* es un derivado de *Formica* o por lo menos de un tronco común con *Formica*, como biológicamente, pues *Polyergus* no puede existir sin *Formica*. Por eso el área de distribución de *Polyergus* se halla dentro de la de *Formica*, y corresponde a las zonas templadas de Europa, Asia y Norteamérica, es decir, del hemisferio boreal. En el hemisferio austral no se conoce nada parecido.

La desigualdad del desarrollo se nos presenta en este caso en forma particular.

En el sureste de Rusia, K. V. Arnoldi encontró otra hormiga esclavizadora denominada por él *Rossomyrmex proformicarum*, que tiene en calidad de esclavos a las hormigas del género *Proformica* y cuyos rasgos morfológicos hacen recordar a *Polyergus*. *Proformica* y *Rossomyrmex* pertenecen a la misma tribu, lo mismo que *Formica* y *Polyergus*. Este hecho tiene gran importancia y señala que el desarrollo de esta forma de vida está relacionado con ciertas predisposiciones intrínsecas. Estas predisposiciones no pueden interpretarse como dadas desde el principio, sino como algo que apareció en el proceso evolución y que facilitó luego la evolución ulterior hasta cierto grado "canalizada".

Tenemos además otro tipo de hormigas esclavizadoras, esta vez dentro de la subfamilia *Myrmicinae*, es decir, un grupo muy distante de los anteriores. Lo representan los géneros *Strongylognathus* y *Harpagoxenus* cuyas esclavas pertenecen a los géneros *Tetramorium* y *Leptothorax* respectivamente. Las adaptaciones de las esclavizadoras son del mismo tipo que en *Polyergus*, especialmente en lo que se refiere a la conformación de las mandíbulas. En todos los casos, las especie esclavizadora y la esclava pertenecen a una misma tribu.

Se repite lo mismo que ya hemos visto con respecto a *Polyergus* y *Rossomyrmex*: las hormigas esclavizadoras no distan mucho filéticamente de las especies esclavas, lo que sugiere la aparición de esta forma de vida especializada a partir de colonias mixtas, en las que ambas especies convivientes poseen sus propias formas sexuales. Las esclavizadoras mirmicinas representan algo particular, permiten sobrevivir y reproducirse a las reinas de la especie esclava, lo que está excluido en el caso de *Polyergus*.

El significado de esta diferencia no es claro, porque aún no disponemos de información suficiente como para poder sacar conclusiones si no definitivas al menos bien demostrables. La mayoría de las hormigas esclavizadoras son raras, solamente *Polyergus* es subdominante dentro de su área (el autor tuvo

oportunidad de observarlo en Asia Central y en el Extremo Oriente de Siberia).

Lo que sí está claro, es el hecho mismo de la desigualdad del desarrollo, aún cuando se trate de una misma forma de vida. Siempre hay matices individuales que no se repiten.

Sexto. Las hormigas parásitas sociales están representadas solamente por hembras y machos, carecen de obreras propias y viven en los nidos de otras hormigas a sus expensas.

Esta forma de vida tiene sus antecedentes en una especie de simbiosis temporaria de dos especies normales, cuando una hembra joven aprovecha el nido, ya existente, de otra especie como base para fundar una colonia nueva. Tal es por ejemplo el caso de *Notomyrmex bidentatus* Mayr que vive siempre en colonias mixtas con otra especie del mismo género *N. denticulatus* Mayr; se ha encontrado hasta ahora sólo en una región del sur Chile (Valdivia) y en una pequeña parte de la Patagonia cerca de la frontera chilena (Hua-Hum). En cambio, la última, vive tanto en simbiosis con la primera como en forma independiente y su área abarca una gran extensión en el oeste de la Patagonia y en el sur de Chile hasta Tierra del Fuego e inclusive la isla Navarino. Las diferencias específicas de *Notomyrmex bidentatus* pueden ser consideradas como secundarias, y es muy probable que esta especie sea un derivado de *Notomyrmex denticulatus*, genéticamente ya separada en forma definitiva y ligada biológicamente sin embargo todavía a esta última. Esta forma de simbiosis cuando ambas especies poseen obreras propias puede ser considerada como parasitismo social temporario. El parasitismo social propiamente dicho se caracteriza por la ausencia de obreras propias en la especie parásita. En las colonias infestadas por las parásitas las reinas de la especie huésped son ordinariamente eliminadas o por sus propias obreras, que adoptan a la reina parásita, o por esta última.

W. M. Wheeler (1933) distingue los siguientes tipos de parasitismo social:

1) Tipo: *Wheeleriella*. Los machos son muy parecidos a las hembras y tienen alas bien desarrolladas. La hembra invade

el nido de la especie huésped y, por lo menos en algunos casos, mata a la reina huésped.

2) Tipo: *Bruchomyrma*. Los machos tienen rasgos de degeneración morfológica, son subápteros. A la hembra de la especie huésped la matan sus propias obreras.

3) Tipo: *Anergates*. Los machos tienen rasgos de degeneración morfológica extrema, son parecidos a las ninfas (pupoidales) y completamente ápteros. Las propias obreras matan a la reina huésped.

Las hormigas parásitas sociales sin obreras propias conservan ordinariamente rasgos de parentesco con sus huéspedes, pertenecen a especies o hasta géneros distintos, y se caracterizan siempre por los caracteres secundarios, de lo que podemos concluir que los parásitos sociales son derivados filéticos de las hormigas normales con obreras.

El siguiente cuadro ofrece algunos ejemplos:

Hospedador	Parásito social
<i>Myrmica</i>	<i>M. myrmecoxena</i> Forel <i>Symbiomyrma karavaievi</i> Arnoldi
<i>Manica</i>	<i>M. parasitica</i> Creighton
<i>Pogonomyrmex</i>	<i>P. anergismus</i> Cole
<i>Pheidole</i>	<i>Sympheidole elecebra</i> Wheeler
<i>P. strobili</i> Emery	<i>Bruchomyrma acutidens</i> Santschi
<i>P. obscurior</i> Forel	<i>Eriopheidole symbiotica</i> Kusnezov
<i>Aphaenogaster</i>	<i>A. tennesseensis</i> Mayr
<i>Solenopsis saevissima</i> F. Sm.	<i>Labauchena daguerrei</i> Bruch
<i>S. clytemnestra</i> Emery	<i>Paranamyрма solenopsidis</i> Kusnezov
<i>Monomorium</i>	<i>Epoecus pergandei</i> Emery
<i>Tetramorium</i>	<i>Anergates atratulus</i> Schenck <i>Teleutomyrmex schneideri</i> Kutter
<i>Leptothorax</i>	<i>Harpogoxenus americanus</i> Emery <i>Doronomyrmex pacis</i> Kutter
<i>Crematogaster</i>	<i>C. ranavalonae</i> Forel
<i>Strumigenys</i>	<i>S. xenos</i> Brown
<i>Acromyrmex</i>	<i>Pseudoatta argentina</i> Gallardo
<i>Plagiolepis pygmaea</i> L.	<i>P. xene</i> Stärcke

En algunos casos los caracteres diferenciales de los parásitos sociales son variables dentro de una misma colonia, es decir en forma individual. Tales hechos pueden ser interpretados en el sentido de que la nueva unidad sistemática (en este caso el parásito social) al separarse del tronco ancestral más o menos bruscamente, no se ha estabilizado todavía, estando en "statu nascendi".

Como ejemplo podemos mencionar la nervadura del ala anterior en *Paranamyрма solenopsidis* y *Eriopheidole symbiotica*.

K. V. Arnoldi (1932) al discutir el problema del origen de *Symbiomyrma* habla de la "avalancha de mutaciones" que fue necesaria para la formación del parásito a partir de la especie madre. Las observaciones de H. Kutter (1953) sobre la mutabilidad de los individuos sexuados, simultánea en distintas colonias de *Leptothorax acervorum* en Suiza, son por su parte de gran importancia, permitiendo establecer un vínculo entre la mutabilidad de la especie madre y la aparición de un parásito social, que en este caso es *Doronomyrma pacis*.

Aún los mutantes bajo ciertas condiciones no viables, como por ejemplo los individuos que han perdido su instinto de conservación (defensa, alimentación), pueden sobrevivir y, por adelfogamia dejar descendencia, protegida y alimentada por los individuos normales de la especie huésped, dentro del nido que ofrece un ambiente estable y muy favorable para la vida.

Existen dos grupos de hormigas parásitas sociales sin obreras propias. Los individuos de uno de estos grupos manifiestan caracteres de extrema especialización y degeneración (especialmente los machos de los géneros *Anergates*, *Anergatides*, *Bruchomyrma*, *Teleutomyrma*), lo que puede señalar un "callejón sin salida" y su posible extinción en un futuro más o menos cercano. En cambio, los individuos del otro grupo carecen de rasgos degenerativos, tienen en todo sentido el "diseño" normal y están, según lo supone H. Kutter (1950), recién al principio de su desarrollo evolutivo, y quizá con el tiempo puedan adquirir por vía evolutiva sus propias obreras y dejar de ser parásitos sociales para transformarse en hormigas "normales" (*Eriopheidole*, *Paranamyrma*, *Doronomyrma*, *Pseudoatta*). Además, no puede ser negada la posibilidad de

que los parásitos sociales se formen por la desaparición secundaria de la casta obrera, como se supone en el caso de *Epipheidole inquilina* parásita de *Pheidole pilifera* en USA.

No se sabe como se han originado los parásitos sociales. Este problema debe ser estudiado, lo que resulta difícil ya porque los parásitos sociales entre las hormigas son por lo general raros.

Los casos del parasitismo social se hallan distribuidos entre los principales grupos de hormigas en forma desigual. La mayoría pertenecen a la subfamilia Mirmicinae. La subfamilia Ponerinae —primitiva en el sentido biosocial— carece de parásitos sociales.

En la subfamilia Formicinae, altamente desarrollada en el sentido biosocial, se lo observa en forma temporaria (en los géneros *Plagiotelepis*, *Lasius*, *Formica*) o en forma de "dulosis", cuando la hembra se introduce en el nido de la especie-huésped y mata a la reina, y es luego adoptada por las obreras. Las obreras descendientes de la hembra intrusa aumentan el volumen de la colonia mixta e invaden eventualmente las colonias vecinas de la misma especie para robar allí la cría. Tal es el caso de *Polyergus* ya considerado anteriormente.

En otras subfamilias de hormigas, socialmente menos evolucionadas, el parasitismo social fue encontrado solamente en Dolichoderinae (*Bothriomyrmex decapitans* es el parásito social de *Tapinoma nigerrimum*) en forma temporaria, además de un caso todavía no verificado de supuesto parasitismo de una especie de *Myrmecia* en Australia.

Considerando estos datos llegamos a la conclusión de que el origen de los parásitos sociales está relacionado con el progreso biosocial y que esta forma de parasitismo representa una de las manifestaciones de este progreso, nuevas formas de convivencia preparadas por el desarrollo anterior. En consecuencia tenemos que revisar el concepto de "nicho ecológico" y de la supuesta constancia de la "suma de vida". El mismo hecho de la aparición de parásitos sociales, crea nuevos nichos ecológicos, que ya existen en potencia en todas las hormigas bien evolucionadas en el sentido biosocial, y contri-

buye a una mayor diversidad de las manifestaciones de la vida y a un mayor estrechamiento de los lazos biosociales.

El desarrollo desigual de esta forma de vida, en distintos grupos está evidentemente correlacionado con el progreso de la vida biosocial, que entre otra cosas se manifiesta, en casos particulares, por la *labilidad del comportamiento individual* cuando se trata de contactos interespecíficos.

H. Kutter (1952) realizó una serie de experimentos sobre la adopción de las hembras de *Plagiolepis xene* (parásita) por las obreras de *Plagiolepis pygmaea* (especie-huésped). De 62 experimentos tan solo 22 dieron resultado positivo. El procedimiento de adopción está evidentemente muy lejos de ser automático y no puede ser explicado por el puro instinto en la acepción habitual de esta palabra.

Cierto paralelismo en el desarrollo del parasitismo social dentro de la subfamilia *Myrmicinae* y sus diferencias con el de la subfamilia *Formicinae*, plantean el problema de las *pre-disposiciones intrínsecas*, distintas en subfamilias diferentes y similares dentro de la misma. La evolución se halla evidentemente “canalizada” en este sentido. Los mecanismos de esta “canalización” constituyen todavía un misterio.

El último aspecto de gran importancia también relacionado con la desigualdad del desarrollo es el siguiente. Cuando se trata de huéspedes de distribución amplia, sus parásitos sociales *no* se encuentran en todas partes del área en forma indiscriminada, sino precisamente allí donde los grupos respectivos se hallan más diferenciados. Así, por ejemplo, la tribu *Pheidolini* es casi cosmopolita (excepto zonas templadas y frías), más diferenciada en Sud y Norte América, donde también se encontraron los géneros de parásitos sociales de esta tribu, *Sympheidole*, *Epipheidole* (Norte América), *Eriopheidole*, *Bruchomyrma*, *Gallardomyrma* (Sudamérica).

Además los parásitos sociales de esta tribu fueron encontrados en Africa (*Anergatides*) y Madagascar (*Parapheidole*), donde tiene centros secundarios de diferenciación.

Por otra parte la tribu *Solenopsidini* alcanza su máxima diferenciación en Sudamérica es casi cosmopolita y tiene parásitos sociales —generos *Labauchena* y *Paranamyrma*— preci-

samente en Sudamérica, es decir, en la parte de su área general que en base a todos los datos disponibles puede ser considerada como la cuna de todo este grupo.

En cambio, la tribu *Leptothoracini*, que tiene representantes en las fauna de Sudamérica (Kempff 1959) y está más diferenciada en el hemisferio boreal, carece de parásitos sociales en Sudamérica, y sí los tiene en Europa, géneros *Epinymra*, *Doronomyrmex*.

Las áreas donde viven los parásitos sociales coinciden con las áreas de máxima diferenciación, ambos son fenómenos que requieren tiempo para su realización y por eso deben ser más corrientes entre los elementos autóctonos, que entre los adventicios o para los productos de migraciones relativamente recientes.

La aparición de los parásitos sociales es un fenómeno complicado, estadísticamente poco probable y que evidentemente necesita mucho tiempo para su realización, consecuencia de los "ensayos de la naturaleza" realizados aparentemente al azar, por lo menos dentro de los límites relacionados con la tradición hereditaria.

Además, aún cuando todas las otras condiciones sean iguales, el mismo grado de diferenciación de un grupo sistemático, representado por un cierto número de unidades sistemáticas inferiores, se correlaciona positivamente con la posibilidad de la aparición de elementos nuevos como lo son los parásitos sociales.

La desigualdad del desarrollo de esta forma de vida es una consecuencia de su complejidad y de la poca probabilidad de su aparición con la sola intervención de los mecanismos evolutivos habituales.

EL DESARROLLO ONTOGENÉTICO

Como lo demuestra la experiencia, el desarrollo ontogénico no sigue siempre ciertas normas determinadas, sino que puede manifestar cambios, regulares o más o menos irregulares, desviaciones de lo que podría ser considerado como normal o

habitual. Estas desviaciones tienen su repercusión en la evolución filogenética y están relacionadas con la herencia y sus cambios.

Esta cuestión fue estudiada no hace mucho por el conocido biólogo alemán Bernhard Rensch (1959).

Rensch clasifica los cambios que pueden ocurrir durante el desarrollo ontogenético de la siguiente forma:

A. Clasificación según en qué momento del ciclo ontogenético ocurre el cambio.

1. *Arcalaxis* o cambio a partir de las etapas iniciales de la ontogénesis:

a) *Arcalaxis* total (cambios ya desde las primeras etapas embrionales);

b) *Arcalaxis* de órganos y estructuras (cambios definitivos desde los comienzos de la formación de órganos y de sus estructuras respectivas).

2. *Desviación ontogenética temprana* (cambio solamente en las etapas iniciales de la ontogenia).

3. *Desviación ontogenética intermedia* (cambios solamente en las etapas medias de la ontogenia, especialmente en las adaptaciones larvales).

4. *Desviación tardía* (cambios definitivos en las etapas medias y tardías de la ontogenia).

5. *Adición a las etapas terminales* (anabolia).

6. *Acortamiento terminal* (desaparición de las etapas terminales de la ontogenia).

7. *Acortamiento intermedio* (desaparición de ciertas etapas de la ontogenia normalmente intercaladas entre la etapa inicial y la terminal, por ejemplo de formas larvales).

B. Clasificación de acuerdo con las causas.

1. *Cambios materiales*.

a) ya en las primeras etapas de la ontogenia;

b) en las etapas más tardías.

2. *Aceleraciones.*

- a) de toda la ontogenia;
- b) de ciertas fases de la ontogenia.

3. *Retardaciones* (demoras).

- a) de toda la ontogenia;
- b) de algunas partes de la ontogenia.

4. *Heterocronias.*

- a) por la aceleración de ciertos gradientes de crecimiento;
- b) por el retardo de ciertos gradientes de crecimiento.

5. *Formación del cambio de generaciones.*

- a) metagénesis (alternancia de generaciones sexuales y no sexuales);
- b) heterogonia (alternancia de generaciones bisexuales y partenogénicas).

C. Clasificación considerando series filéticas enteras.

- 1. Desplazamientos ontogenéticos fluctuantes (cambiantes).
- 2. Desplazamientos ontogenéticos orientados* (ortogénesis).
 - a) palingénesis (desplazamiento de cambios a las etapas ontogenéticas anteriores);
 - b) proterogénesis (desplazamiento de cambios a las etapas ontogenéticas posteriores).

Como dice Rensch, este cuadro de los cambios filéticos de la ontogenia es, en realidad más complicado aún por la existencia de varios tipos de transición, sobre todo porque determinados órganos y estructuras de un organismo de ninguna manera cambian de modo similar, Además las manifestaciones de la arcalaxis de órganos, desviación y adición a las etapas terminales, los fenómenos de palingénesis y de proterogénesis pueden observarse uno al lado de otro cuando se trata de un mismo proceso de la formación de especies. La realización de

todas estas posibilidades indica, según el mismo Rensch, que la evolución se realiza, de acuerdo con el carácter desordenado primario de las mutaciones, sin direcciones determinadas y que todas las sendas transitables son realmente explotadas por linajes filéticos distintos.

La importancia evolutiva (se trata de la evolución filogenética en este caso) de los cambios del ciclo ontogenético es muy variable, y por lo general, la mayoría de las mutaciones que salen victoriosas de la competencia son las que se manifiestan solamente por un desplazamiento de los gradientes de crecimiento, mientras que los cambios en la distribución de material en las primeras etapas del desarrollo con mucha facilidad conducen a trastornos cuyo valor selectivo es negativo.

Tales cambios en el proceso ontogenético contradicen a la así llamada regla de K. E. von Baer, según la cual las características generales de las categorías sistemáticas superiores se forman antes que los caracteres de las categorías inferiores. Así, por ejemplo, en las aves el carácter de la clase (plumaje) aparece en la ontogenia antes que ciertos caracteres de familia y género (Rensch 1959, p. 127).

La observación de Baer corresponde a la segunda mitad del siglo pasado, pocos años después de la aparición del famoso libro de Darwin (1859). Actualmente, como es natural, nadie puede encontrar una razón para que los caracteres de clase aparezcan antes que los caracteres de familia y géneros, ya por el simple hecho de que los especialistas en sistemática determinan el valor de los caracteres morfológicos sin contemplar el orden de su aparición en la ontogenia.

Además tal correlación podría tener su justificación tan solo en el caso de la validez de la famosa "ley biogenética" (E. Haeckel 1866), incluida hasta ahora en los textos universitarios, aunque como ley no puede ser demostrada y los hechos que sirvieron como fundamento para su formulación se explican satisfactoriamente en base a fenómenos que no tienen nada que ver con el misterioso principio de recapitulación. Para valorar la llamada "ley biogenética" es menester decir que la idea nació en 1865, es decir unos pocos años después de la publicación del libro de Darwin, sobre el origen de las especies.

Por deficiencia de conocimientos reales la "ley biogénica" surgió como una hipótesis para explicar de algún modo los hechos observados, que parecieron no explicables en otra forma.

Actualmente, basándonos en la herencia y en el hecho de que en ambos casos (ontogenia y filogenia respectivamente) se trata del proceso que va desde la etapa unicelular inicial hasta la etapa pluricelular definitiva, tales hechos se nos presentan como ciertas coincidencias estructurales bien posibles cuando los caminos son similares, y que carecen de un sentido más profundo. La hipótesis de la recapitulación apareció por sobreestimar sus autores la importancia de los datos estructurales, que fueron considerados como representativos para todo el proceso de evolución, lo que no es correcto y no puede ser demostrado.

En realidad, como lo demuestra la experiencia, los organismos al evolucionar se valen de las estructuras *genéticamente disponibles*. Estas estructuras aparecen en la filogenia por las mutaciones, carentes de orientación y aparentemente desordenadas, que deben pasar por el control selectivo para poder incorporarse al genotipo. Por su parte los factores de la selección favorecen a las estructuras o a sus combinaciones *funcionalmente* eficientes y ventajosas para sus portadores bajo las condiciones y en el momento en que actúan estos factores selectivos. En este sentido la selección se caracteriza por su "oportunismo", carece de previsión y ajusta a los organismos a las condiciones realmente presentes.

El pasado histórico de las estructuras carece de por sí, de importancia y las estructuras ancestrales pueden aparecer o ser retenidas siempre y cuando no estén reñidas con las funciones del organismo en el momento actual.

La vida no existe sin estructuras y sin embargo su evolución no se limita a la evolución estructural sino que se manifiesta sobre todo por los cambios funcionales. Por eso todas las tentativas de descubrir las leyes *morfológicas* de la evolución no tuvieron éxito, tratándose a lo sumo de ciertas regularidades de aplicación limitada (oligomerización, internación, reducción, etc.).

Los datos de indudable interés con respecto a la desigualdad del desarrollo, los encontramos en los trabajos de Matveyex (1961) y Vassilzenko (1961). En el primer caso, se trata del desarrollo ontogenético del cerebro de los vertebrados en relación con la tasa del desarrollo de los órganos sensoriales y con las condiciones de existencia, y en el último caso del desarrollo ontogenético de las plantas superiores.

EL CASO DE *HIPPURIS VULGARIS* L.

Hippuris vulgaris es una de las plantas *Angiospermas* que crecen en Europa en lagunas o charcos de agua. En primavera y principios de verano la planta se halla completamente sumergida en el agua. Más tarde una parte del tallo se yergue y la planta consta de dos partes, una sumergida y otra que se levanta sobre la superficie del agua.

E. Zh. Tron en URSS (1959) estudiaba el cambio de las estructuras anatómicas de esta planta, relacionadas con el paso de las hojas del agua al medio aéreo.

El autor llegó a la conclusión de que el pasaje de las hojas acuáticas a las aéreas, se realiza mediante el desarrollo de hojas con estructuras anatómicas de transición. Es muy importante el hecho de que esta transición aparece no como un acercamiento paulatino y simultáneo de todos los elementos anatómicos de la hoja acuática a las estructuras de la hoja aérea, sino *mediante el cambio desigual de ciertos tejidos*. Algunos elementos característicos de la hoja aérea aparecen mucho antes que otros, mientras la hoja conserva en otros sentidos sus estructuras todavía acuáticas.

Al discutir las posibles causas de este fenómeno, el autor llama la atención sobre el hecho de que al pasar de las hojas acuáticas a las aéreas, los distintos elementos anatómicos aparecen *no* en conjunto sino por separado, en forma independiente unos de otros y explica este fenómeno por los distintos factores del medio exterior y por los procesos de metabolismo relacionados con estos factores. Este proceso puede lle-

var a la aparición de combinaciones de los elementos anatómicos, cuyo significado fisiológico y cuya necesidad natural quedan todavía no aclaradas.

Aunque E. Zh. Tron, de acuerdo con la teoría dominante en la URSS, insiste repetidas veces en la influencia de los factores del ambiente exterior, —los hechos mismos sugieren otra cosa. Efectivamente, un efecto diferencial, —como es el caso— no puede ser provocado por factores exteriores. El mismo autor admite en su trabajo el efecto regulador de los tejidos de la hoja que ya han terminado su desarrollo sobre el proceso de diferenciación a partir del meristema marginal, invocando resultados de las investigaciones realizadas anteriormente por varios autores (Jost, Pfeffer, Bünning).

En realidad se trata precisamente de mecanismos reguladores internos de la planta y no de una simple acomodación a los cambios del medio circundante. La diferenciación de los elementos anatómicos *no* es un resultado inmediato y directo de la influencia de los factores exteriores y de la adaptación de la planta a estas influencias (como lo interpretan los lisenkistas), sino algo más complicado, una reacción del organismo como sistema, el cual posee una determinada constitución genética, que se ha elaborado progresivamente a través de la evolución anterior.

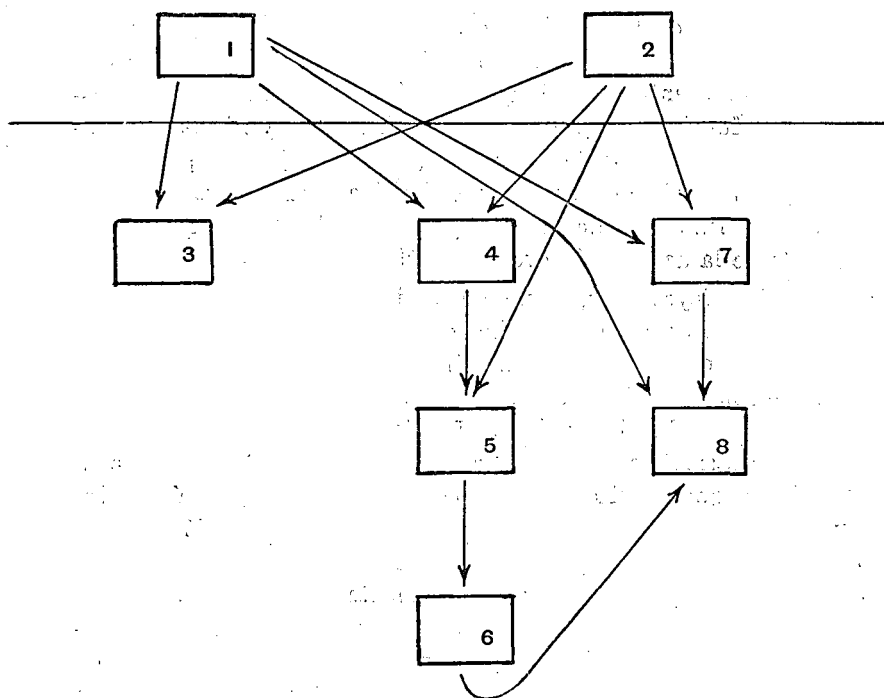
La importancia del trabajo de Tron, reside no en sus interpretaciones, sino en primer término, en la constatación exacta de los hechos, que constituyen un argumento evidente en favor de la *desigualdad del desarrollo* como una de las leyes generales de la evolución.

LA UBICACIÓN DE LA LEY DE DESIGUALDAD DENTRO DEL CONJUNTO DE LAS LEYES GENERALES DE LA EVOLUCIÓN

El siguiente esquema puede dar un idea de la posición de la ley de desigualdad entre otras leyes generales de la evolución.

Las cifras significan respectivamente:

1. Ley de la herencia y sus cambios.
2. Ley de la selección.
3. Ley de la desigualdad del desarrollo.
4. Ley de la diferenciación funcional.
5. Ley de la coordinación.
6. Ley de la integración.
7. Ley de la perfección funcional.
8. Ley de la aceleración evolutiva.



Las flechas indican las relaciones entre las distintas leyes.

Las leyes 1 y 2 corresponden a los mecanismos elementales de la evolución, las leyes 3-8 a los *efectos* que estos mecanismos producen.

La desigualdad del desarrollo es una consecuencia del carácter *no* orientado de las mutaciones, como lo indica la flecha que va de 1 a 3. Las leyes 4, 5, 6 se refieren a la evolución de los *sistemas funcionales* (véase Kusnezov, 1957, 1959 y 1960) y la secuencia es indicada por las flechas de 4 a 5 y de 5 a 6 respectivamente. La división de trabajo es un fenómeno que se produce tanto por los cambios de la herencia (flecha que va de 1 a 4), como por la acción de los factores selectivos (flecha de 2 a 4). Los cambios de la herencia suministran la materia prima, con la que trabaja la selección. De esta manera las "iniciativas intrínsecas" pasan a la aprobación de los factores selectivos (flecha de 2 a 5). La intervención de la selección *coordina* las "iniciativas intrínsecas", elimina las manifestaciones de la división de trabajo que no sean de carácter mutuamente complementario y favorece en cambio a las que se complementan contribuyendo así a la integración de los sistemas funcionales (flecha de 5 a 6). Por su parte la integración progresivamente creciente (es un fenómeno que nunca llega al estado de perfección definitiva) contribuye a la perfección funcional de la vida (flecha de 6 a 7) y como resultado de la aceleración evolutiva (flecha de 6 a 8).

Las leyes 4, 5, 6 no deben interpretarse como normas impuestas de antemano, sino que tan solo señalan etapas de carácter obligado que se manifiestan como principios generales en la evolución de los sistemas funcionales. Esta prosigue a partir de la diferenciación funcional de los componentes de tales sistemas, a través de la *coordinación* de las funciones a medida que se diferencian y conduce a la *integración* de los sistemas como unidades funcionales. La diferenciación funcional no acompañada por la coordinación puede llevar a la desintegración de los sistemas anteriormente existentes y a su desaparición como tales. Las leyes 7 y 8 se refieren a la vida tomada como un fenómeno global y en tan sentido son leyes de carácter general. Las flechas de 1 a 7 y 8 y de 2 a 7 indican su relación causal con los mecanismos elementales de la evolución.

La flecha de 7 a 8 indica que la aceleración evolutiva es una consecuencia y al mismo tiempo una de las manifestaciones de la *perfección funcional de la vida*.

Hablamos de la evolución de la *vida*, o lo que es lo mismo, del *desarrollo histórico de la vida*, la cual en el transcurso de su evolución adquiere rasgos de una mayor perfección. Esta se manifiesta en los grupos *más modernos* de organismos por estructuras que garantizan mayor seguridad de reproducción (huevo, útero en animales), por la respiración aérea, por la homotermia, por el desarrollo del cerebro y sus funciones, por la polinización de las plantas angiospermas que se realiza con la participación de representantes del mundo animal, de tal modo que las relaciones mutuas pueden llegar a ser muy íntimas, de carácter específico y con sus ciclos perfectamente sincronizados (por ejemplo sincronización de las épocas de florecimiento con las del vuelo de ciertos insectos bien determinados y por relaciones mutuas muy variables entre los distintos organismos.

Varias sendas se observan en este sentido, a saber, la diversificación progresivamente creciente de los organismos, la adquisición de nuevas cualidades que marcan la perfección funcional de la vida, por parte de ciertos grupos de organismos, estrechamiento de los lazos funcionales que unen a los representantes de grupos muy distantes entre sí en el sistema (por ejemplo, los insectos y las plantas polinizadas con su participación), etc.

Con todo eso, la *modernización* de la vida resulta hasta cierto grado parcial, y aún los organismos muy primitivos pueden sobrevivir siempre que logren sus propios nichos dentro de los conjuntos biosociales, es decir hallar las normas de convivencia con otros organismos en un ambiente distinto.

LA IMPORTANCIA DE LA LEY DE LA DESIGUALDAD DEL DESARROLLO

La ley de la desigualdad tiene gran importancia tanto para el proceso mismo de evolución de la vida, como para nuestra interpretación de este proceso. En base a todos los datos disponibles la desigualdad del desarrollo puede ser considerada como un hecho debidamente demostrado. La evolución de ninguna manera puede interpretarse como un fenómeno "lineal".

La causa *inmediata* de la desigualdad reside en el hecho también demostrado, de que los cambios evolutivos elementales *no se orientan* en determinado sentido, sino que son aparentemente accidentales. Sin embargo, no son realmente accidentales porque las posibilidades de cambio están relacionadas con el genotipo y limitadas por este último. Los cambios no están orientados y sin embargo ocurren dentro de cierta amplitud admitida por el genotipo. En este sentido el azar no existe como tal. Los cambios evolutivos elementales representan tan solo ciertos pasos fuera de lo habitual. Ordinariamente, como lo demuestra la experiencia, son cambios pequeños, lo que es bien comprensible porque cuanto mayor sea el cambio tanto mayor la responsabilidad de que produzca desequilibrios fisiológicos negativos para la vitalidad del organismo.

La desigualdad del desarrollo debida a los cambios evolutivos elementales, se realiza ya al nivel celular, aparece como una de las particularidades primarias de la vida y tiene sus manifestaciones temporarias y locales infraorganísmicas, organísmicas y superorganísmicas.

Por todo eso no existen ni pueden existir modos y direcciones de la evolución preterminados de antemano. Lo que si existe, son las "iniciativas individuales" de las unidades elementales vivientes, que son muy variables y acondicionadas en cada caso por el potencial genético. Tales "iniciativas" deben ser sometidas a los mecanismos selectivos, que las "aceptan" permitiendo que se perpetúen o las eliminan.

El trabajo de los factores de la selección resulta inevitable porque todos los cambios ocurren dentro de un ambiente anorgánico determinado, mientras que la reproducción y la multiplicación ponen a los distintos organismos en contacto, razón por lo cual los lazos biosociales aparecen como una consecuencia del número de individuos. Podemos decir que todos los organismos están solucionando los mismos problemas, el de *supervivencia* y el de *convivencia*.

Los mecanismos selectivos actúan *no* como algo ajeno a la vida desde el principio, sino más bien como factores de *coordinación* propios de la vida. La selección no consiste solamente en el efecto tamizante de las condiciones ambientales.

sino que surge a consecuencia del contacto entre los distintos organismos, los cuales evolucionando y sometiendo al control del ambiente *orgánico* sus “iniciativas” desordenadas, logran elaborar nuevos niveles de convivencia progresivamente más elevados poniendo en orden lo desordenado y contribuyendo de esta manera a la estructuración progresiva de la vida como fenómeno global íntegro y al mismo tiempo fuertemente diferenciado.

La vida funciona y evoluciona como un solo sistema de tal modo que la actividad de sus componentes elementales *no* se halla reprimida o limitada de antemano y condicionada solamente por la herencia. Hablando metafóricamente podemos decir que los organismos actúan libremente sometiendo las “iniciativas” individuales a la “aprobación” de los demás. Por este procedimiento y sobre la base de la desigualdad del desarrollo se forman sistemas parciales más o menos complicados, los cuales, como la vida en su conjunto, tienden espontáneamente hacia una *perfección* funcional progresivamente *creciente*.

El término *selección* introducido por C. Darwin parece semánticamente correcto cuando se trata de un número de pretendientes a la vida entre los cuales deben ser elegidos algunos, los más aptos. En realidad, como lo demuestran los hechos, no se trata de un simple número de unidades *no* relacionadas entre sí, sino de un *conjunto* cuyos componentes individuales pueden seguir viviendo siempre que logren hallar las *normas de convivencia* adecuadas.

No es una sutileza terminológica, sino algo sustancial.

De ninguna manera podemos reducir la selección a una simple tamización, porque en realidad se trata de un procedimiento, o, mejor dicho, de numerosos procedimientos variables de un caso a otro que contribuyen al progreso evolutivo de la vida “valorando” objetivamente las “iniciativas” individuales, creando nuevos valores en base a las “iniciativas” desordenadas, los valores mutuamente *coordinados*.

El término *coordinación* podría ser tal vez más adecuado que el de la selección para designar este fenómeno.

Sin dificultades especiales podemos formarnos la idea de que las desigualdades del desarrollo originan *tensiones internas* dentro de los sistemas respectivos. Tales tensiones tienden a introducir trastornos en el funcionamiento normal de los sistemas y en casos particulares pueden ser niveladas por adaptaciones puramente fisiológicas, o solucionadas con la intervención de los mecanismos genéticos disponibles. En este último caso las tensiones internas estimulan la evolución de los sistemas.

El proceso se desarrolla alternativamente en forma completamente normal o bien manifiesta ciertos síntomas patológicos, —esto depende del grado de integración de los sistemas funcionales.

El progreso de la integración aumenta el poder de *auto-regulación*, que representa una de las tendencias evolutivas propias de todos los sistemas funcionales (homeostasis de W. Cannon, y homeostasis dinámica de A. E. Emerson).

Las mismas tensiones internas, producidas por el dinamismo diferencial de los elementos componentes de los sistemas funcionales, actúan como fuerza de impulsión del proceso de *auto-desarrollo* de la vida. Este proceso está en íntima relación con las condiciones del medio ambiente anorgánico, y es controlado y modelado por los factores selectivos (o coordinativos). La vida no es separable de su ambiente.

Con el correr del tiempo y con el progreso de la evolución, que es función del tiempo transcurrido, las controversias y tensiones que surgen espontáneamente dentro de los sistemas funcionales vivientes por el juego de los mecanismos evolutivos *tienden a suavizarse* progresivamente, de modo que el funcionamiento de los sistemas resulta más “canalizado” y su auto-regulación más perfecta.

Los mecanismos elementales estudiados por vía experimental, así como los antecedentes históricos del estado actual de la vida, revelados por la paleontología, no nos permiten concebir la aparición repentina de sistemas vivientes complejos, y sugieren en cambio como única posibilidad su desarrollo evolutivo. El proceso de multiplicación suministra una multitud de unidades parecidas una a otra, las cuales por el he-

cho mismo de su similitud no pueden complementarse mutuamente y formar sistemas funcionales de orden superior. Tal posibilidad aparece recién con la *diferenciación funcional*. La diferenciación funcional es *necesaria* y sin embargo no es suficiente para la formación de sistemas vivientes, —debe ser acompañada por la *coordinación*— lo que corresponde a los factores llamados selectivos.

La herencia, con sus cambios, y la selección son los factores *necesarios* y *suficientes* para explicar la evolución empujada por las propiedades básicas de la vida, asimilación, crecimiento, reproducción. La desigualdad del desarrollo es, por un lado, una consecuencia natural de los estímulos evolutivos elementales no orientados, y por otro una condición del progreso evolutivo en general. La desigualdad del desarrollo es desde otro punto de vista un indicio de indeterminismo de los estímulos evolutivos elementales. La naturaleza viviente no “apunta”, acciona hasta cierto grado al azar (aunque dentro de los límites genéticamente determinados), sin ninguna limitación impuesta desde afuera, “ensaya” todas las posibles combinaciones y por este procedimiento aparentemente ciego y automático llega al progreso.

La ley de la desigualdad explica el porque de la imposibilidad real de expresar las leyes generales de la evolución en términos morfológicos. Lo que si existe en este campo, son ciertas regularidades morfológicas, tales como especialización, internación, oligomerización, reducción etc., las cuales son siempre de aplicación más o menos restringida. La naturaleza viviente aprovecha todas las combinaciones estructurales genéticamente disponibles, y origina, con intervención de la selección, los sistemas funcionales aptos para seguir existiendo y eventualmente evolucionar. No podemos percibir ninguna tendencia hacia ciertas formas perfectas o progresivamente perfeccionadas. Las formas estructurales tienen sentido tan solo en relación con sus funciones y aún cuando la información disponible no nos permite discernir el significado funcional de ciertas estructuras aparentemente absurdas (como es el caso de ciertos Membrácidos sudamericanos, como *Bocydium globulare* Fabricius o *Cyphonia trifida* Fabricius); éstas pueden justificarse por estar correlacionadas

con otras estructuras cuya importancia está fuera de toda duda. Cualquier estructura puede ser admitida por la selección si no afecta en forma negativa la eficiencia funcional del sistema respectivo.

La idea de la "evolución regresiva" no puede ser aceptada por basarse precisamente sobre un criterio puramente estructural, que de por sí no es representativo para el proceso de la evolución. En casos particulares, cuando el modo de vida lo admite, un sistema puede degradarse estructuralmente, lo que sin embargo no puede ser interpretado como una manifestación de regreso, sino más bien como una forma particular de progreso, que asegura la supervivencia dentro de un sistema de jerarquía superior.

LA LEY DE LA DESIGUALDAD DEL DESARROLLO Y LA ESPECIE HUMANA

Ante todo conviene averiguar cuales podrían ser las razones para tratar de proyectar las leyes generales de la evolución, descubiertas en base al estudio de las plantas y animales, hacia la especie humana. Aunque este campo se halla relativamente bien explorado y transitado en varias direcciones, el asunto no está todavía bien claro para todos. Mientras que los naturalistas insisten en que la humanidad es un fenómeno que puede ser estudiado y analizado aplicando métodos científicos (J. Huxley, P. Teilhard de Chardin), en el campo de las humanidades persisten todavía ideas contrarias y hasta existe la negación de la evolución aplicada a la sociedad, sustituida por la "dinámica socio-cultural" caracterizada por la repetición de situaciones similares (P. Sorokin).

P. Sorokin (1955), afirma, "que al estudiar los ritmos, ciclos, cadencias y periodicidades, las ciencias sociales del siglo XX llegaron a un campo de investigaciones dinámicas más fecundo y lograron resultados más acertados que las investigaciones dedicadas a las tendencias lineales del siglo XIX." (p. 99).

Sorokin rechaza el concepto de Spencer correspondiente al siglo pasado, el cual según la interpretación de Sorokin, seña-

la que todo el universo sociocultural pasa con el tiempo de una homogeneidad indefinida e incoherente a una heterogeneidad definida y coherente, mientras que la personalidad, la cultura y la sociedad humana van diferenciándose y completándose progresivamente considerándolo como un “concepto lineal de las transformaciones socioculturales”.

Sorokin habla (l. c. p. 95) de la coexistencia de “fases primitivas y adelantadas” como demostración en contra de la “ley de evolución”, sin advertir, evidentemente, que tal coexistencia es un fenómeno absolutamente necesario por la naturaleza misma de los factores que intervienen y tan difundido que debe ser interpretado como una de las leyes naturales de la evolución —la ley de la desigualdad del desarrollo.

Sorokin ataca a los partidarios de la “causalidad de las ciencias naturales” en los fenómenos sociales (l. c. p. 105), refiriéndose por ejemplo a las tentativas de establecer ciertas correlaciones entre los matrimonios felices por un lado y la estatura, color de la piel, situación económica, clima, raza, religión, profesión, recursos, nacionalidad, etc., por el otro —ataca a los partidarios de los principios... “prestados de las ciencias naturales: principios físicos, mecánicos, químicos, biológicos etc., operaciones matemáticas y estadísticas” llegando a la conclusión de que... “los resultados reales de laboriosos esfuerzos han sido más bien deficientes”.

Reproducimos estas citas para demostrar la enorme confusión de las ideas de Sorokin.

¿Qué es realmente la causalidad de las ciencias naturales? Sorokin no dice nada al respecto y evidentemente no sabe distinguir las leyes elementales (denominación convencional), cuando existe una relación simple entre la causa y efecto (por ejemplo la ley de gravitación) y las leyes estadísticas, las cuales no son solamente las leyes de los grandes números y de las probabilidades, sino al mismo tiempo las leyes de los sistemas, donde la causación es mucho más complicada. El dice claramente que... “es imposible estudiar estas relaciones de carácter específico aplicándoles mecánicamente las reglas dogmáticas de la técnica estadística o los métodos inductivos o las técnicas y normas de cualquier otra ciencia natural.”

La referencia a las tentativas de correlacionar los matrimonios felices con la estatura, color de la piel, etc. no tiene nada que ver ni con el principio de causalidad, ni con la aplicación inteligente de los instrumentos estadísticos para el estudio de los fenómenos sociales.

La referencia a los "principios prestados" tampoco tiene valor, así como la afirmación de Sorokin de que "... los fenómenos sociales tienen una naturaleza y una constitución estructural *completamente distinta* a la de los fenómenos físicos y biológicos, y, por consiguiente el estudio de la causalidad sociocultural exige métodos apropiados para captar el carácter particular de los vínculos causales del universo sociocultural".

Lo de que los *métodos* deben ser ajustados en cada caso tanto al material como a los fines de estudio, está fuera de toda duda y esta idea no tiene ninguna relación con la afirmación de Sorokin de que la naturaleza de los fenómenos sociales es *completamente* distinta a la de los fenómenos biológicos, lo que no es correcto.

Esta última idea no puede ser aceptada por el solo hecho de que al lado de diferencias innegables que determinan la especificidad de los fenómenos sociales, existen similitudes también innegables, de tal modo que los fenómenos de la vida social humana no pueden ser nítidamente separados de los fenómenos biosociales del mundo vegetal y animal.

Nadie niega que el hombre es un organismo. Los naturalistas estudiando su morfología y fisiología llegan a la conclusión de que la especie humana corresponde tan solo a otra familia (*Hominidae*), poco distinta de la familia de monos *Pongidae* que comprende dos especies de gibones del sudeste de Asia, el orangután de las islas de Sumatra y Borneo y el chimpancé y el gorila de Africa. De todos modos no hay mucha diferencia estructural y al mismo tiempo hay muchos rasgos comunes. Este hecho, por sí solo, permite admitir que debe haber algo común en el fondo y en consecuencia tratar de aplicar a la especie humana las leyes descubiertas en base a la información suministrada por las plantas y los animales.

Sorokin no menciona siquiera esta posibilidad y rechaza la evolución, así como las ideas de Emilio Durkheim referentes a

la evolución social, las ideas de Lester Ward y el concepto de T. Buckle referente al aumento de la influencia de las leyes mentales. Se sitúa evidentemente en un plano inferior con una base infra-empírica y una superestructura especulativa no demostrable y arbitraria.

Claro está que las ideas de P. Sorokin no son representativas en el campo de las humanidades y deben ser consideradas como una de tantas interpretaciones personales que proliferan en él precisamente por la falta de fundamentos conceptuales demostrados. Las humanidades están buscando todavía un núcleo central de ideas generales que permitan erigir una construcción conceptual científica coherente sobre base empírica sólida.

Este proceso se halla obstaculizado por la gravitación de las ideas especulativas, que desvían la atención hacia lo trascendental, mientras que la acumulación de los datos empíricos conduce a cuestiones de segundo orden o a problemas no solucionables.

Es un hecho bien conocido de que fuera de las diferencias individuales y sexuales, existen también las raciales. Sin embargo, ¿qué es exactamente una raza y cuántas razas humanas existen en el mundo? , —nadie puede decirlo con seguridad. Deniker en el año 1889 contó 29 razas. Luego siguen Dixon (1923) con 23 razas, Haddon (1925) con 36, Hooton (1931) con 21, Eickstedt (1934) con 36, Montandon (1933) con 34, Lester y Millot (1936) con 21, Vallois (1948) con 27, Coon, Garn y Birdsell (1950) con 30, Biasutti (1953) con 52 razas. Con respecto al problema de la población de América existen también varias ideas (Hdlicka, Rivet, Mendez Correa, Montandon, Cotteville-Giraudet) ninguna de las cuales puede ser probada. La tendencia de reconstruir un proceso en base a información demasiado exigua no puede dar un resultado positivo. Además: ¿Es tan importante conocer el camino recorrido en el pasado?

El panorama general de las humanidades es bastante desalentador, la confusión de ideas grande y el atraso en comparación con el progreso de las ciencias naturales es evidente.

Felizmente el progreso de la ciencia y del pensamiento conceptual basado en la experiencia científica, es decir, demostrable, abre perspectivas bien claras y concretas para integrar los campos de la biología y de las humanidades en una sola construcción del intelecto. Nos referimos en primer término a P. Teilhard de Chardin, conocido principalmente como investigador en el campo de la paleontología humana.

Teilhard de Chardin es muy interesante como ejemplo de la persona que supo combinar la fe cristiana (ingresó a la orden de los Jesuitas a la edad de dieciocho años) y el espíritu científico, discriminando estos dos campos tan distintos. En el año 1918 a la edad de 37 años dió el triple voto de pobreza, castidad y obediencia, continuando con sus trabajos científicos y al mismo tiempo ejerciendo la docencia en el Instituto Católico de París en calidad de profesor de geología.

Como sacerdote cristiano dedicado, sintió el imperativo de tratar de reconciliar la teología cristiana con las ideas científicas relacionadas con la evolución, correlacionar los hechos de la experiencia religiosa con los de la ciencia natural (Huxley 1959).

En consecuencia tuvo dificultades con la superioridad y su trabajo en la docencia terminó pronto porque algunas ideas desarrolladas por él con respecto al pecado original y su relación con la evolución no fueron consideradas ortodoxas. Tales dificultades continuaron y en 1950 le fue prohibido por el Vaticano publicar uno de sus trabajos más importante: *Le Groupe Zoologique Humain*.

Los resultados conceptuales de la obra de Teilhard de Chardin aparecieron recién después de su muerte.

J. Huxley, al estudiar la influencia de Teilhard de Chardin sobre el pensamiento (1959), dijo que él, mediante la combinación de un conocimiento científico amplio y un sentimiento religioso profundo ha forzado a los teólogos a contemplar sus ideas con la nueva perspectiva de la evolución, y a los científicos a ver las implicaciones espirituales de su conocimiento.

Pasamos ahora a las ideas de Teilhard de Chardin tal como las sintetiza J. Huxley en su introducción a la traducción inglesa del libro "*Le Phénomène Humain*", destacando los aspectos más interesantes.

En primer término la humanidad es considerada en su totalidad como un fenómeno que puede ser descrito y analizado como cualquier otro y que lo mismo que todas sus manifestaciones, incluyendo la historia humana y los valores humanos es un objeto adecuado para el estudio científico. El segundo, y según J. Huxley tal vez el punto de vista más importante es, la necesidad absoluta de adoptar el enfoque evolutivo. Aunque para ciertos propósitos limitados puede ser conveniente pensar en los fenómenos como estáticamente aislados en el tiempo, éstos no son nunca estáticos, sino que deben ser considerados procesos o partes de procesos. Varias ramas de la ciencia se combinan para demostrar que el universo en su totalidad debe ser interpretado como un proceso gigantesco, —un proceso del devenir (becoming)—, del logro de nuevos niveles de existencia y organización, que puede ser denominado en forma correcta (properly) una génesis o una evolución.

Este proceso se inicia en el punto Alfa, caracterizado por las unidades subatómicas, prosiguen luego en la secuencia de: átomos, moléculas inorgánicas, moléculas orgánicas, organismos subcelulares, organismos celulares, organismos multicelulares, metazoarios cefalizados, hombre primitivo, hombre civilizado.

El mismo proceso de la evolución es un proceso anti-entrópico, que va en contra de la segunda ley de termodinámica, con su degradación de la energía y con su tendencia hacia la uniformidad. La evolución biológica marcha hacia arriba, produciendo una creciente variedad y cada vez más altos niveles de organización, aprovechando la energía solar.

Estas ideas dan apoyo a nuestra idea de proyectar las leyes generales de la evolución hacia las condiciones humanas. El desarrollo de la humanidad no es algo *completamente* distinto de las etapas pre-humanas, sino el, por ahora último, capítulo del desarrollo histórico de la vida. La idea de la integración de los campos biológico y humano no es entonces algo nuevo. Tiene además antecedentes más profundos en las ideas de A. Korzhibsky quien negaba el dualismo del ser humano, sosteniendo que el hombre es un fenómeno tan natural como cualquier otro organismo.

Las ideas de J. Huxley (1959) sintetizadas por él mismo en el XV Congreso de Zoología en Londres, son en muchos sentidos muy similares a las ideas de Teilhard de Chardin, lo que significa una convergencia del pensamiento científico, hecho significativo de por sí, pues cuando distintos investigadores que estudian distintos aspectos de la realidad, recurriendo a distintas metodologías y usando distintos métodos llegan a generalizaciones coincidentes, el acercamiento a la verdad resulta la explicación más probable de este fenómeno.

Al tratar de proyectar las leyes de la evolución sobre las condiciones humanas, debemos averiguar *cuales son* las cualidades *específicamente humanas* que pueden poner su sello sobre el comportamiento evolutivo del hombre, diferenciándolo en este sentido de otros organismos.

Con respecto a esta cuestión no hay ninguna diversidad de opiniones. Todos están de acuerdo que el rasgo diferencial más importante es su *cerebro*. El comportamiento evolutivo del hombre debe estar en relación con la actividad de su cerebro.

¿Qué significa esto? Significa que el hombre puede concebir las leyes naturales de la vida y actuar de acuerdo con estas leyes para organizar su propia existencia y lograr sus propios fines.

Hablando en forma más concreta podemos decir que el hombre está en condiciones de poder orientar y dirigir el proceso histórico ulterior y de cambiar la estrategia de la vida, *desplazando los procedimientos selectivos del campo de la acción, donde se desenvuelve el mundo vegetal y animal, al campo de las ideas, estudiando los problemas que se presenten con criterio científico y programando la acción coordinada.*

Todo eso surge de las condiciones específicas humanas como una posibilidad, que existe en realidad tan solo cuando se trata de casos relativamente simples y aspectos parciales del problema general, en granjas, establecimientos fabriles etc.

El valle del Tennessee en USA representa uno de los casos de coordinación parcial. Algo hasta cierto grado parecido lo observamos ya desde la antigüedad en las zonas de riego artificial (Mesopotamia, Egipto, Turquestán, cuenca del Indo), una coordinación de ciertos aspectos de las actividades huma-

nas. El procedimiento en sí no es nuevo, sino que toma en nuestra época otros aspectos de acuerdo con las condiciones actuales y sobre todo con los progresos técnicos, los cuales acortan distancias, facilitan las comunicaciones y contribuyen a la integración social en escala telúrica. Los problemas a solucionar cobran mayor envergadura y mayor profundidad. Son más complejos en comparación con los de todas las épocas anteriores. Ya no son más problemas locales, regionales y aún continentales, sino problemas intercontinentales, no son más problemas de riego y transporte, sino al mismo tiempo problemas de educación, sanidad, vivienda etc.

La integración telúrica en lo que a los contactos se refiere resulta difícil por la desigualdad de desarrollo en formas heredadas del pasado, existen naciones avanzadas y naciones atrasadas, que al desarrollarse en condiciones distintas de las actuales no pueden complementarse mutuamente sin cierta reestructuración, la cual debe ser relacionada con las condiciones del presente y del próximo y previsible futuro. La desigualdad del desarrollo manifestada actualmente por el avance o por el atraso relativo, debe ceder su lugar a la desigualdad del desarrollo manifestada por la creciente "personificación" de los conjuntos nacionales, cada uno de los cuales debe elaborar su propia fisonomía de acuerdo con sus condiciones técnicas, sociales y naturales. Cada uno tiene derecho a perseguir sus propios fines, lo que siempre se hizo, con la diferencia de que en la época actual estos intereses deben ser *coordinados* con los de los demás.

El cerebro humano es en potencia un instrumento coordinador de eficiencia singular, y la coordinación es un fenómeno que, aunque en otras formas, existe ya desde los albores de la vida. En principio no hay nada nuevo.

Lo nuevo es precisamente una mayor envergadura y una mayor profundidad de los problemas que deben ser solucionados por la mente humana.

Otra cosa también nueva es el hecho de que mientras antes la acción coordinada fue aplicada a procedimientos más bien técnicos a la producción agrícola e industrial, a los transportes, actualmente la coordinación se extiende a las re-

laciones sociales. Este último problema cobra una mayor importancia porque el desarrollo de la técnica mecanizada requiere una mayor cantidad de operarios, la preparación de los operarios contribuye a la formación de personas humanas conscientes de sus derechos primero y de sus deberes después. Estas personas humanas cuyo porcentaje va en aumento progresivo ya no pueden ser fácilmente manejadas por la fuerza de las armas, las tradiciones, las creencias etc., requieren un trato distinto, un trato realmente humano, con derechos civiles y con responsabilidades respectivas. En un mundo bien mecanizado, las masas humanas no diferenciadas que pueden ser integradas por fuerza, o por líderes y caudillos, deben ceder su lugar a las personas humanas altamente desarrolladas. La máquina estimula aunque indirectamente el desarrollo de la persona, constituye un reto (challenge), al cual el hombre debe responder.

Todo eso requiere de parte del hombre una mayor intensidad y agilidad y al mismo tiempo una mayor eficiencia en su pensamiento, lo que significa una carga complementaria para la mente. Actualmente el problema de la salud mental se orienta en primer término hacia las personas normales y las medidas de carácter profilático.

J. Huxley y P. Teilhard de Chardin tocan estos problemas aunque en una forma distinta, más general, destacando el papel de las actividades mentales. Huxley, por ejemplo, habla del "segundo sistema de herencia" toma en cuenta la tradición, sin subrayar sin embargo que la herencia cultural debe ser revalorada y purificada para poder servir a los nuevos fines, por estar actualmente recargada de prejuicios, supersticiones, etc.

De todos modos comparando el potencial mental del hombre con la realidad pasada y actual, llegamos a la conclusión inesperada, de que en la evolución social el hombre se porta como cualquier otro organismo sin manifestar rasgos específicamente humanos relacionados con la mente.

El proceso social no solamente conserva su carácter espontáneo como lo tiene la evolución en el mundo vegetal y animal, sino que persiste la idea de que la historia *debe* ser espontánea, que su espontaneidad es un fenómeno completamente natural y debe ser conservado a toda costa. La idea del

ordenamiento del proceso social, o, más exactamente de su ordenamiento *por vía asociativa* parecería como un atentado contra los derechos legítimos de la persona y como una tendencia a imponer la esclavitud.

Y hasta existe la idea de que el hombre es un “genio-idiota”, un ser dotado de enorme potencial mental cuando se trata de cuestiones tecnológicas e idiota en el campo social.

¿De qué se trata? Se podría pensar que nuestra premisa de que las cualidades específicamente humanas están relacionadas con la mente es falsa y que todas las conclusiones ulteriores carecen de fundamento. Sin embargo, existen hechos que permiten rechazar tal suposición lisa y llanamente. Estos hechos corresponden por un lado a la realidad misma y por otro a la confusión reinante en el campo de las humanidades en lo que a la interpretación de esta realidad se refiere.

Como ya hemos dicho, en la realidad ya existen los hechos reales del ordenamiento; estos hechos se refieren a procesos tecnológicos con procedimientos perfectamente coordinados, al manejo de los recursos naturales etc. Entonces, el ordenamiento es en principio un fenómeno posible, no se trata de inventar algo absolutamente nuevo, sino solamente de extender la experiencia adquirida en núcleos relativamente limitados a conjuntos de mayor envergadura.

Por otro lado el pensamiento humanitario está tan abrumado por la experiencia tradicional, por la aplicación de la fuerza y por la violencia en todo el pasado histórico, que no puede concebir algo nuevo, realmente distinto de lo tradicional.

Parece que nadie se da cuenta de que la fuerza es tan solo un sucedáneo en la integración social motivado por la inmadurez de los *factores asociativos*. Parece que nadie se da cuenta de que tales factores no son dados en forma definitiva desde el principio sino que están relacionados con la mente y pueden ser desarrollados mediante una enseñanza adecuada, y puestos en acción en un ambiente social ajustado a las necesidades y posibilidades actuales.

El pensamiento histórico resulta prácticamente antihistórico pues no advierte el cambio evolutivo y no hay nada extraño de que las ideas de P. Sorokin sobre ciclos cerrados y repeticiones tengan todavía sus partidarios.

Un hecho de enorme importancia pasó inadvertido en el campo de las humanidades. Nadie niega la mente humana y sus posibilidades y sin embargo no se sacan debidas conclusiones de la presencia de la mente, que capacita al hombre para poder interpretar su experiencia, descubrir las leyes naturales y actuar de acuerdo con estas leyes para introducir elementos de *telefinalidad* en el proceso hasta ahora espontáneo.

Se equivocan los que piensan que la mente funciona automáticamente, sin necesitar ejercicio ni orientación, así como se equivocan los que ven en el hombre dos inteligencias distintas, una tecnológica y otra social. La realidad es que el progreso tecnológico se debe a las actividades de relativamente pocos investigadores, inventores, etc., mientras que el progreso social requiere la participación activa de todas las fuerzas vivas de la sociedad.

Los innovadores son los que logran sobreponerse a las presiones del ambiente social motivadas por tradiciones anacrónicas, mientras que los demás, necesitan un ambiente más favorable para desenvolver su potencial mental y poder ingresar a la sociedad *no* como simples elementos de masa, sino como personas *humanas* altamente desarrolladas, conscientes de sus derechos y deberes y capaces de proyectar sus propias aspiraciones hacia los intereses de los demás, es decir capaces de actuar como *factores asociativos* de la sociedad.

Analizando detenidamente los pormenores de la cuestión llegamos a la conclusión de que el hombre no se ha realizado plenamente *todavía* y que la evidente contradicción entre las cualidades específicamente humanas y su comportamiento social está relacionada con el atraso psicológico frente al progreso material.

Como una de las manifestaciones de la desigualdad del desarrollo el atraso puede ser considerado como un fenómeno natural. Sin embargo las tensiones y trastornos creados por el atraso excesivo nos plantean el problema de como coordinar las actividades mentales con las posibilidades brindadas por el progreso material. La respuesta no es difícil apartándonos de las ideas especulativas y actuando con criterio científico para movilizar toda la experiencia e interpretarla en forma adecuada.

La mente se ajusta a las condiciones reales y este proceso de ajustamiento es un fenómeno evolutivo. Cuando la ignorancia no permite obtener una perspectiva acertada de la realidad, la imaginación crea espíritus benéficos y malignos y los prejuicios y supersticiones aparecen como explicaciones de todos los éxitos y fracasos y el hombre recurre con facilidad a las fuerzas misteriosas y desconocidas en vez de buscar soluciones inmediatas dentro de lo material valiéndose de medios también materiales.

Cuando los productos imaginarios de la ignorancia se oponen como fuerza eminentemente conservadora a la marcha espontánea del proceso evolutivo y del progreso, que es un fenómeno natural e irresistible, y se originan tensiones y trastornos, debemos buscar medios para amortiguar estas tensiones y "canalizar" el progreso.

Con esto de ninguna manera quitamos a la evolución su carácter tradicional. La evolución no significa la destrucción de un edificio viejo y la construcción de otro nuevo sobre sus escombros, sino más bien un proceso de permanente *reconstrucción* que conserva elementos tradicionales en tanto no afectan en forma negativa al funcionamiento del sistema.

La tradición no es algo absolutamente estable, sino que cambia evolucionando. Las innovaciones evolutivas pueden perpetuarse tan solo al incorporarse armónicamente a la estructura tradicional como componentes legítimos. En este sentido tanto la herencia propiamente dicha, como la llamada herencia cultural manifiestan la validez de un mismo principio general.

Existe la tendencia de persistir en cierto estado de homeostasis alcanzado por el desarrollo anterior, *stansigenesis* como la llama J. Huxley (1959), la tendencia a resistir todo lo nuevo, toda innovación evolutiva en tanto que tal innovación no se incorpora armónicamente al sistema ya existente contribuyendo así a la evolución del mismo.

En el campo cultural, la tradición es lo que se origina en el proceso evolutivo y se transmite luego de una generación a otra representando el patrimonio cultural de cierto grupo nacional, supernacional o infranacional. Las innovaciones culturales aparecen por actividad de las personas con inclina-

ciones y aptitudes creadoras, como iniciativas individuales, que son luego recibidas o rechazadas por el ambiente social respectivo. Las rechazadas desaparecen del escenario, lo que no excluye la posibilidad de que puedan reaparecer en otra oportunidad y tener éxito en un ambiente distinto. La suerte de las bien recibidas es variable. Mientras unas que tienen un éxito clamoroso en el momento de su aparición, los "best sellers" de la literatura o creaciones de moda, fácilmente pasan al olvido, otras, a veces menos salientes a primera vista, se incorporan al patrimonio cultural transformándose en obras clásicas, monumentos de su época.

La analogía con las mutaciones es sorprendente. Y no es una simple analogía. Hay algo más "orgánico" en el fondo. Se trata a fin de cuentas de las manifestaciones particulares de la vida, regidas por las mismas leyes generales, que son realmente leyes biológicas y metafísicas (en el sentido de su inmutabilidad) al mismo tiempo. La similitud de estos fenómenos aparentemente tan distintos va más allá aún. La selección de los productos de la creación individual en el campo de la cultura corresponde al medio social, que valora las iniciativas de sus miembros y les da la ubicación que les corresponde. Un autor no puede ser declarado clásico por decreto. Las autoridades oficiales pueden tal vez prohibir la publicación de una obra, y sin embargo la circulación va a seguir clandestinamente si el ambiente social la acepta.

Ahora bien, el ambiente social actúa de acuerdo con sus características particulares y su nivel de cultura, que es un producto de la evolución anterior. Las cánones absolutos no existen. Por eso aunque la valoración social tiende a la mayor objetividad posible las obras de gran valor pueden pasar inadvertidas o ser recibidas con hostilidad por aparecer en un ambiente social culturalmente no lo suficientemente maduro como para poder valorarlas con acierto. Tal vez, por ejemplo, la situación de la ciencia en la época actual. A la ciencia se le considera ordinariamente como algo muy especial y accesible tan sólo a los profesionales, aunque sustancialmente la ciencia es uno de los elementos de la cultura. Esto es una de las fallas del mundo humano de hoy, que no sabe valorar los trabajos científicos.

El medio social recibe, puede absorber como elementos de moda o asimilar como fenómenos incorporados a su cultura, solamente las innovaciones evolutivas culturales que corresponden a sus idiosincrasias y al nivel cultural momentáneo. En este sentido la selección cultural, vamos a llamarla así, es tan "oportunista" como la selección de mutaciones; acepta lo que está "sintonizando" con las exigencias de la época y de un medio dado y carece de previsión.

La desigualdad del desarrollo se manifiesta en la evolución cultural con toda su nitidez. En una sociedad cultural estratificada, cada capa social puede tener matices culturales propios. La diferenciación de una cultura nacional puede llegar a tal punto que ciertos círculos sociales, por ejemplo, el de los criminales, pueden tener su lenguaje propio incomprensible para los demás. El folklore ocupa una posición singular como manifestación de la creación popular anónima, cuyas raíces tenemos que buscar, sin embargo, lo mismo que en todos los otros casos en las iniciativas individuales, esta vez no protegidas por ningún derecho de propiedad intelectual.

Otro extremo lo ocupa el arte más refinado, que se basa en el nivel cultural más elevado y dispone de técnicas más perfectas y modernas. Este arte no excluye al folklore, puede coexistir dentro del marco cultural más amplio y puede tomar contacto con el folklore aprovechando las creaciones populares.

Ciertas leyendas, melodías, etc. pueden servir como fuente de inspiración artística. Así sucede, por ejemplo, en las óperas *Zar Saltan* de N. A. Rimsky Korsakoff o *Lohengrin* de Ricardo Wagner entre muchas otras.

Las nuevas técnicas de difusión cultural como son el cine, la radio, la televisión, introducen nuevas circunstancias en la evolución cultural. Cada nuevo fenómeno evolutivo tiende a difundirse por todas partes conservando sus rasgos originales y recién después como función del tiempo comienza el proceso de su diferenciación de acuerdo en cada caso con las condiciones concretas del medio real. El efecto uniformizante de las primeras etapas de la difusión cede su lugar a la diferenciación progresiva, cuyas velocidades varían de un caso a otro. La incorporación de los elementos nuevos traídos por el aparato de difusión desde afuera a un conjunto cultural, depende tan-

to de la receptividad de este conjunto como de su dinamismo evolutivo. Las culturas estancadas pueden hasta sucumbir bajo el impacto de los elementos importados, mientras que las culturas dinámicas en condiciones similares resultarían enriquecidas, debido a la incorporación de "repuestos culturales" traídos desde afuera.

Las técnicas nuevas de la difusión cultural contribuyen a la agilización del proceso de la evolución de la cultura estimulando el intercambio seguido cada vez por la incorporación de elementos alóctonos debidamente seleccionados a una cultura determinada. Este proceso estimula por su parte la formación de la persona humana y la "personificación" de los conjuntos nacionales.

Resumiendo lo expuesto anteriormente podemos decir lo siguiente.

Primero. Desde el punto de vista científico el hombre es una parte de la naturaleza y la época actual caracterizada por la presencia y por la actuación de la especie humana no es algo completamente distinto de la era prehumana, sino por ahora el último capítulo del proceso ininterrumpido del desarrollo histórico de la vida sobre la superficie de la tierra.

Segundo. En consecuencia las leyes generales de la vida y de su desarrollo histórico, descubiertas en base al estudio del mundo vegetal y animal, con antecedentes históricos mucho mayores en comparación con los de la especie humana, son válidas para esta última y pueden ser *proyectadas* a las condiciones específicamente humanas.

Tercero. Las condiciones específicamente humanas están relacionadas con el cerebro y con las actividades mentales y capacitan al hombre para concebir las leyes naturales de la vida y a actuar de acuerdo con estas leyes para ordenar su propia vida.

Cuarto. Concretamente esto significa que el hombre puede: 1) introducir elementos de *telefinalidad* en el proceso hasta ahora espontáneo y turbulento, y 2) desplazar los *procedimientos selectivos* del campo de acción, donde se cumplían en el mundo pre-humano, *al campo de ideas*, es decir, programar

de antemano la acción coordinada y orientada hacia determinados fines.

Quinto. La realidad está hasta cierto punto en discrepancia con estas ideas. Existe la telefinalidad y la acción coordinada tan sólo en forma fragmentaria cuando se trata de procesos tecnológicos o de realizaciones parciales en otros campos de la actividad humana. La evolución de la humanidad conserva todavía ciertos rasgos de la evolución pre-humana lo que provoca dudas con respecto a la validez de nuestra interpretación.

Sexto. La discrepancia se explica por el hecho de que la razón humana no funciona automáticamente, sino que necesita ejercicio, experiencia y criterio científico. Constituye un aparato que está evolucionando y que recién en nuestra época llega a la etapa evolutiva que le permite interpretar la realidad en forma científicamente aceptable.

Por otro lado este proceso se halla obstaculizado por la herencia cultural sobrecargada de elementos formados durante el desarrollo precientífico de la humanidad (prejuicios, supersticiones etc.).

En base a estas consideraciones podemos tratar de trazar los caminos a seguir en adelante.

En primer término debemos averiguar cuales podrían ser los *finés* humanos. En la *parte biológica* heredada del pasado prehumano la tarea número uno es la de *continuar la cadena* ininterrumpida de generaciones, es decir, la *reproducción*. De esta tarea surge otra, que también tiene sus antecedentes en la vida pre-humana, y que es el creciente *control sobre el ambiente*, como medio para lograr el fin primero.

Los fines específicamente humanos son el *bienestar* y la *seguridad*, el bienestar en cada momento dado y la seguridad para el futuro previsible. El bienestar tiene también sus antecedentes biológicos en el bienestar netamente *fisiológico*. El bienestar humano es algo sustancialmente distinto, pues a lo puramente fisiológico se agrega además lo espiritual, con el punto de arraigue en las funciones de la mente.

A la tesis derrotista que sostiene que el hombre primitivo era más feliz en comparación con el hombre civilizado de hoy y

que conviene más volver al pasado y no seguir el camino del progreso, podemos contestar diciendo que la supuesta felicidad de un salvaje no es una felicidad realmente humana. Por otro lado los peligros de hoy son producto del desarrollo espontáneo desordenado y pueden ser contrarrestados solamente por movilización de los recursos mentales humanos, porque lo que está atrasado es precisamente la conciencia del hombre, quien está desorientado y no se da cuenta de lo que está ocurriendo.

La situación actual nos empuja hacia adelante mientras que la ciencia ya en su estado actual nos señala como debemos proceder para solucionar nuestros problemas.

Como dice J. Huxley en su trabajo sobre la emergencia del darwinismo (1959), la tarea específicamente humana es la más completa realización de una mayor cantidad de posibilidades por la especie humana como tal y por una mayor cantidad de sus miembros individuales. El destino humano, dice el mismo autor, puede ser definido racionalmente en base al conocimiento científico y perseguido en forma racional con la ayuda de los métodos científicos. Por su parte P. Teilhard de Chardin habla de la humanidad que piensa en forma coordinada y representa un nuevo tipo de organismo, cuyo destino es realizar nuevas posibilidades para el desarrollo de la vida en este planeta.

Es necesario crear las condiciones necesarias para incrementar la realización y prevenir el aumento de la frustración. Las condiciones para el desarrollo óptimo de la personalidad con sus dos tendencias evolutivas naturales: 1) hacia la individualización y 2) hacia las relaciones mutuas y la cooperación.

Pasando ahora a los *medios* para llegar a los fines humanos, comenzamos con la observación de Teilhard de Chardin de que las condiciones necesarias para incrementar el cumplimiento de nuestras aspiraciones y reducir hasta el mínimo la frustración son: 1) la *unidad* global de la organización mental de la humanidad y de su sistema de conocimiento y 2) un alto nivel de *variedad* dentro de esta *unidad*, es decir, el desarrollo de la personalidad en todos sus aspectos, lo que va a permitir

la *integración social* mediante el libre juego de los *factores asociativos*, reduciendo la aplicación de la fuerza a los casos patológicos e inaugurando una nueva era de convivencia pacífica y de evolución acelerada.

Las medidas concretas más importante para estimular el desarrollo de la personalidad son las siguientes:

- 1) la *formación científica de la mente*,
- 2) la *libertad de las iniciativas individuales en el campo de las ideas* en lo que a los *asuntos de interés social* se refiere, y
- 3) la *valoración social* de las ideas individuales como medio para llegar a la *acción coordinada*.

La formación científica de la mente significa que cada persona humana debe *aprender a pensar con criterio científico*, saber adquirir un nuevo conocimiento y aprovechar en forma acertada los datos y conceptos científicos. Esto presupone la necesidad de una reforma de la enseñanza, cuya tarea debe ser en primer término formar una persona humana de acuerdo con las aptitudes y vocaciones de cada uno, como fundamento de la preparación profesional.

La libertad de las iniciativas individuales requiere la eliminación de todos los obstáculos artificiales que pueden impedir la expresión de estas iniciativas contribuyendo así al aumento de la frustración, de las tensiones y choques sociales. Cada uno debe tener la oportunidad real y no solamente el derecho de expresar sus ideas, defenderlas y escuchar las críticas. La valoración de estas iniciativas corresponde normalmente al medio social, el cual es el juez natural, aunque no infalible, de las ideas de sus miembros individuales, el único que puede calificar tales ideas con una mayor objetividad y acierto.

La realización de estas medidas, nada simple por supuesto, requiere asesoramiento de parte de la ciencia, que prácticamente es un elemento nuevo en la vida de la humanidad y como tal debe ser incorporada a la cultura, dejando de ser tan sólo acopio de información y fundamento de procedimientos tecnológicos.

BIBLIOGRAFIA

- ALVERDES, F. 1957. *Kasualität, Finalität und Ganzheit*. — *Acta Biotheor.* 3: 167.
- AUBREVILLE, A. 1938. *La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française*. — *Ann. Ac. Sci. colon.*, Paris, 9: 1-245.
- AXELROD, D. I. 1952. *A theory of Angiosperm evolution*. — *Evolution*, 6: 29-60.
- BEER, G. DE. 1958. *Embryos and ancestors*. 3-d ed., pp. I-XII, 1-197.
- 1958. *Darwin's views on the relations between embryology and evolution*. — *J. linn. Soc. Lond. (Bot.)*, 56: 15-23.
- 1959. *Paedomorfosis*. — *Proc. XV int. Congr. Zool.*, pp. 927-930.
- BENZER S. 1962. *The Fine Structure of the Gene*. — *Sci. Amer.* 206(1): 70-84.
- BERG, R. L. 1956. *La selección estabilizante en la evolución de la flor*. — *Bot. Zh.*, Moscú, 41: 318-334 (en ruso).
- 1957. Seminario dedicado a los problemas de evolución en el Instituto de Botánica V. L. Komarov de la Academia de Ciencias de URSS. — *Ibidem*, 42: 1137-1145, (en ruso).
- 1958. Las investigaciones ulteriores dedicadas a la selección estabilizante en la evolución de la flor, (en ruso). — *Ibidem*, 43: 12-27.
- BERTALANFFY, L. 1952. *Problems of life. An evaluation of modern biological thought*. New York, pp. I-XI, 1-216.
- 1955. *Filosofía de la ciencia en la educación científica*. — *Cienc. e Invest.*, 11: 195-204.
- BLACK, G. A., DOBZHANSKY Th. and PAVAN, C. 1950. *Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forest*. — *Bot. Gaz.* 111: 413-425.
- BORGMEIER, Th. 1955. *Die Wanderameisen der Neotropischen Region*. — *Studia Ent.*, 3: 1-716, 87 láminas.
- BOYDEN, A. A. 1953. *Comparative evolution with special reference to primitive mechanisms*. — *Evolution*, 7: 21-30.
- BROWN, B. I. 1948. *A study of the distribution of epiphytic plants in New York*. — *Amer. Midl. Nat.*, 39: 457-497.
- BUCHNER, P. 1951. *Symbiose-Forschung und Stammesgeschichte*. — *Die Umschau*, 8: 225-227.
- BUCKTON, G. B. 1903. *A Monograph of the Membracidae*, pp. I-XII y 1-296, lám. A, B, I-LX London.
- BUNGE, M. 1957. *Filosofar científicamente y encarar la ciencia filosóficamente*. — *Cienc. e Invest.*, 13: 244-254.
- 1962. *La teoría del conocimiento de nuestro tiempo*. — *Ibidem*, 18: 60-65.

- CANNON, J. 1957. *What Lamarck really said?* — Proc. linn. Soc. Lond., 168: 70-85.
- COLEMAN, E. 1927. *Pollination of the Orchid Cryptostylis leptochila.* — Viet. Nat., 44: 20-22.
- 1938. *Further observations on the pseudocopulation of the male Lissopimpla semipunctata Kirby with the Australian Orchid Cryptostylis leptochila.* — Proc. roy. Soc., 13: 82-83.
- CORNER, E. J. H. 1954. *The evolution of Tropical Forest.* Evolution as a process, pp. 34-46.
- CORNMAN, I. 1943. *A basis for an ostensible reversal of evolution.* — Amer. Nat., 70: 90-93.
- COSTA LIMA DE, A. 1942. *Insetos do Brazil*, vol. 3, pp. 1-327.
- DARLINGTON, C. D. 1956. *Natural populations and the breakdown of classical genetics.* — Proc. roy. Soc. ser. B, 145: 293-297.
- DETHIER, V. G. 1954. *Evolution of the feeding preference in phytophagous insects.* — Evolution, 8: 32-55.
- DEVOTO, F. E. y ROTHKUGEL, M. 1936. *Informe sobre los bosques del Parque Nacional del Iguazú.* — Bol. Minist. Agric., B. Aires, 37: 1-99.
- DOBZANSKA, J. 1959. *Studies on the division of labour in ant genus Formica.* — Acta Biol. exp. Varsovie, 19: 57-81.
- et J. DOBZANSKI. 1960. *Quelques nouvelles remarques sur l'éthologie de Polyergus rufescens Latr.* — Ins. Soc., 7(1): 1-8.
- DOBZANSKI, J. 1961. *Sur l'éthologie guerrière de Formica sanguinea Latr.* — Acta Biol. exp. Varsovie, 21: 53-7s.
- DOBZHANSKY, Th. 1954. *Evolution as a creative process.* — Caryologia, vol. suppl., pp. 435-449.
- 1956. *Evolution, Genetics and Man.* pp. 1-398. New York.
- DUCROCQ, A. 1959. *La lógica de la vida.* pp. 1-242. Bs. Aires.
- DUNN, L. C. and DOBZHANSKY, Th. 1949. *Herencia, Raza y Sociedad.* pp. 1-165.
- EMERSON, A. E. 1939. *Social coordination and the superorganism.* — Amer. Midl. Nat., 21: 182-209.
- 1943. *Ecology, evolution and society.* — Ibidem 27: 97-118.
- 1946. *The biological basis of social cooperation.* — Trans. Ill. Acad. Sci. 39: 9-18.
- 1952. *The superorganismic aspects of the society.* — Colloq. Intern. Centre Nat. Rech. scientif., Paris, mars 1950, pp. 333-353.
- 1952. *The biogeography of termites.* — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 99: 217-225.
- 1953. *The biological foundations of ethics and social progress.* — Chap. X, pp. 277-304. en: Goals of Economic Life.
- 1954. *Dynamic homeostasis: a unifying, principle in organic, social and ethical evolution.* — Sci. Mon., New York. 78: 67-85.

- 1962. *The Impact of Darwin on Biology*. — Acta Biotheor. Leiden, 15: 175-216.
- FEDOTOV, D. M. 1959. *Modern approach to the development of the problem of animal evolution and phylogeny*. — J. Zool. Moscou, 38(10): 1443-1455.
- FELT, E. P. 1940. *Plant galls and gall makers*. pp. I-VIII, 1-364. N. Y.
- FRIEDRICHS, K. 1943. *Ueber den Begriff "Umwelt" in der Biologie*. — Acta Biotheor. Leiden. 7: 148-162.
- FRIEDRICHS - FREKSA, H. 1959. *Die stammesgeschichtliche Stellung der Virusarten und das Problem der Urzeugung*. Evolution der Organismen, pp. 278-301.
- GABRIELSON, I. N. 1951. *Wildlife management*. pp. 1-274. New York.
- GAUSE, G. F. 1947. *Problems of evolution*. — Trans. Conn. Acad. Arts. Sci., 37: 17-68.
- GAVRILOV, K. 1958. *Curso de Anatomía y Fisiología comparadas*, 1: 1-65. Tucumán.
- 1959. *Nuevas ideas sobre la megaevolución*. — Holmbergia, 6: 49-69.
- GELTSEY YU. G. 1961. *On the relation between soil dwelling protozoans and the rhizosphere of some agricultural crops*. — Zool. Zh. Moscou, 40(9): 1304-1313, (en ruso).
- GHILAROV, M. S. 1959. *Regularidades de las transformaciones morfológicas y fisiológicas de los Arthropodos cuando ellos pasan a la vida terrestre*. — Trans. Inst. Morph. Animal, Moscú, 27: 118-133. (en ruso).
- GIESELER, W. 1959. *Die Fossilgeschichte des Menschen*. — Evolution der Organismen, pp. 951-1109.
- GILL, E. D. 1955. *The problem of extinction, with special reference to Australian Marsupials*. — Evolution 9: 87-92.
- GOETSCH, W. und STOPPEL, R. 1940. *Die Pilze der Blattschneider-Ameisen*. — Biol. Zentralbl., 60: 393-398.
- GOLDSCHMID, T. R. 1940. *The material basis of evolution*, pp. 1-436. New Haven.
- GOUIN, F. 1950. *Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères*. — Mém. Mus. Hist. nat., Fr., 28: 167-269.
- GRASSÉ, P. P. 1950. *Les mécanismes de l'évolution*. Paléontologie et transformisme, pp. 201-224. Paris.
- 1951. *Biocénétique et phénomène social*. — Année biol., 27: 153-160.
- GRIGGS, R. F. 1937. *Hibridity as a factor in evolution*. — J. Wash. Acad. Sci. 27: 329-343.
- GRIGORIEV YU. S. 1961. *Del historismo en la biología*. — Bot. Zh., Leningrado-Moscú, 46(12): 1835-1837, (en ruso).

- GULICK, A. 1948. *The evolution of terrestrial life as seen by a biochemist*. — Sci. Mon., N. Y. 67: 267-272.
- GUENTHER, K. 1962. *Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954-1959*. — Fortschr. Zool., 14: 268-547.
- GUSTAFSON, A. F. and others. 1939. *Conservation in the United States*, pp. I-XI, 1-445. Ithaca, New York.
- HARDY, A. C. 1954. *Escape from specialization*. Evolution as a process, pp. 122-142.
- HASKINS, C. P. 1953. *Sociedades y hombres*, pp. 1-338. Bs. Aires.
- HEBERER, G. 1959. *Die Evolution der Organismen*. Bände I, II, pp. I-VIII, 1-1326.
- HERTEL, R. J. G. 1952. *Contribuição ao estudo das associações zoofíticas*. — Dusenía, 3: 463-470.
- HUI-LIN-LI, 1960. *A theory on the ancestry of Angiosperms*. — Acta Biotheor. Leiden, 13: 185-202.
- HUXLEY, J. 1953. *Evolution in action*, pp. I-X, 1-182 New York.
- 1954. *The evolutionary process*. Evolution as a process, pp. 1-367 (pp. 1-23).
- 1957. *Religion without revelation*, pp. I-XII, 1-252. London.
- 1959. *The emergence of Darwinism*. — Proc. XV Int. Congr. Zool. pp. 1-19.
- 1959. *Introduction to the Phenomenon of Man* (Teilhard de Chardin). Collins, London, pp. 11-28.
- 1959. *Clades and Grades*. — Systematic. Assoc. Publ. N° 3, Function and Taxonomic Importance, pp. 21-22.
- ILIN, M. M. 1953. *La filogénesis de las Angiospermas desde las posiciones de la biología michurinista*. — Bot. Zh. Leningrado-Moscú, 38: 97-118, (en ruso).
- ILYICHEV, V. D. 1961. *Some regularities in the evolution of the external ear of the Vertebrates*. — Zool. Zh., Moscú 40: 1795-1807 (en ruso).
- JARVIK, E. 1955. *The oldest Tetrapods and their forerunners*. — Sci. Mon., N. Y., 80: 141.
- JUCCI, C. 1960. *Piante selvatiche e influenze antropiche sugli equilibri biologici*. — Symp. Gen. Biol. Ital., 7: 137-175.
- KALMUS, H. 1959. *The role of genes in life*. — Acta Biotheor., Leiden, 13: 107-114.
- KEMPF, W. W. 1959. *A synopsis of the New World species belonging to the Nesomyrmex-group of the ant genus Leptothorax Mayr*. — Studia Ent., 2(1-4): 391-432, 31 figs.
- 1960. *A review of the ant genus Mycetarotes Emery*. — Rev. Bras. Biol., 20(3): 277-283.

- KOHTS, N. 1959. *The handling of objects by primates (apes and monkeys) in the light of anthropogenesis*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 855-857.
- KORZHIBSKY, A. 1950. *Manhood of humanity*, pp. I-XXXIX, 1-326, Lakeville, Conn. USA.
- KOSHOW, M. M. 1959. *Über Richtlinien und Faktoren der Evolution der Fauna des Baikalsees*. — Proc. XV. int. Congr. Zool., pp. 72-74.
- KOZHANTSCHIKOV, I. V. 1952. *Die Polyphagie der Tiere und die Variabilität der Umgebung*. — Zool. Zh. Moscú, 31: 793-801, (en ruso).
- KRISHTOFOVICH, A. N. 1946. *Evolución de la vegetación a través del tiempo y sus factores principales*. — Mat. hist. flora y veget. de USSR, 2: 21-86, (en ruso).
- KRÜGER, L. V. 1961. *Micorrhiza endotrófica de las plantas herbáceas en algunas biocenosis de Urales Centrales*. — Bot. Zh. Leningrado Moscú, 46(5): 617-627 (en ruso).
- KÜSNEZOV, N. 1951. Un caso de evolución eruptiva *Eriopheidole symbiotica*, gen. nov. sp. nov. — Mem. Mus. Entre Ríos, n° 28, pp. 1-31.
- 1953. *Tendencia evolutiva de las hormigas en la parte austral de Sudamérica*. — Folia Univ., (Cochabamba, Bolivia), 6: 1-128 (apartado).
- 1954. Un género nuevo de hormigas. *Paranamyrma solenopsidis* y los problemas relacionados. — Mem. Mus. Entre Ríos, n° 30: pp. 1-21.
- 1954. *Reacciones defensivas y ofensivas en las hormigas*. — Folia Univ. (Cochabamba), 7: 55-81.
- 1954. *La evolución biosocial*. — Ibídem, 7: 21-54.
- 1955. *Evolución de las hormigas*. — Dusenía, 6: 1-34.
- 1956. *Der Sexualdimorphismus bei den Ameisen*. — Z. wiss. Zool. 159: 319-347.
- 1957. *Die biosoziale Evolution*. — Acta Biotheor., Leiden, 12: 59-70.
- 1958. *Biologismo primitivo y sus consecuencias*. — Cienc. e Invest., B. Aires, 14: 8-11.
- 1959. *Biologismo moderno y sus perspectivas*. — Ibídem, 14: 466-472.
- 1959. *Die allgemeinen Gesetze der organischen Evolution*. — Acta Biotheor., Leiden, 13: 47-86.
- 1959. *Historia como un proceso natural*. — Rev. Mex. Sociol. 21: 449-465.
- 1959. *Nuevos enfoques en la teoría de la evolución*. — Publ. misc. (Inst. M. Lillo), n° 18, pp. 1-54.
- 1959. *La diferenciación específica y los problemas de la evolución*. — Physis, n° 61: 245-272.
- 1960. *Las leyes generales de la evolución*. — Acta. Prim. Congr. Sudamer. Zool., 4: 265-292.

- 1960. *Evolución social desde el punto de vista biológico*. — Rev. Mex. Sociol. 22: 593-625.
- 1960. *Brachymyrmex physogaster* n. sp. aus Argentinien und das Problem der Physogastrie bei den Ameisen. — Zool. Anz. 165: 382-388.
- 1961. *Das Gesetz der Ungleichmässigkeit der Entwicklung in der Evolution*. — Acta Biotheor., Leiden, 14: 43-60.
- 1961. *Teoría de la paz*. pp. 1-15. B. Aires.
- 1962. *¿Qué es la ciencia?* — Misc. n° 41. Acad. Nac. de Ciencias, Córdoba, pp. 1-57.
- KUTTER, H. 1945. *Eine neue Ameisengattung. (Doronomyrmex)*. — Mitt. schweiz. ent. Ges., 19: 485-487.
- 1950. *Über eine neue extrem parasitische Ameise. (Teleutomyrmex)*. — Ibidem, 23: 81-94.
- 1950. *Über (Doronomyrmex) und verwandte Ameisen*. — Ibidem, 23: 347-453.
- 1951. *Epimyrma stumperi* Kutter. — Ibidem, 24: 153-174.
- 1952. *Über Plagiolepis xene* Stärcke. — Ibidem, 25: 57-72.
- 1953. *Beitrag zur Problemstellung der neueren Myrmecologie*. — Naturwissenschaften, 2: 33.
- LACK, D. 1954. *The evolution of Reproductive Rates*. — Evolution as a process, pp. 143-156.
- LAMBI, I. M. 1959. *Lichens*. — Sci. Amer., 201: 144-156.
- LEONARDI, P. 1959. *Finalistic evolution or "Teleogenesis"*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 974-975.
- LITVINENKO, S. G. 1959. *Sobre el estudio de los estimuladores de crecimiento-giberelinas*. — Bot. Zh. Moscú, 44: 645-647, (en ruso).
- LUDWIG, W. 1959. *Die Selektionstheorie*. En: Heberer, Die Evolution der Organismen, pp. 552-661.
- LUERS H. und ULRICH, H. 1959. *Genetik und Evolutionsforschung*. Ibidem, pp. 662-712.
- LÜSCHER, M. 1961. *Hormonal regulation of development in termites*. — IV Congr. U.I.E.I.S., Pavia (Italia).
- MÄGDEFRAU, K. 1959. *Die Geschichte der Pflanzen*. En: Heberer, Die Evolution der Organismen, pp. 32-339.
- MALYSHEV, S. I. 1954. *Vías y condiciones del origen de las hormigas*. — C. R. Acad. Sci. USSR. 94: 1185, (en ruso).
- MARCUS, H. 1958. *Über die Atmungsorgane bei Tracheaten*. — Z. wiss. Zool., 160: 165-212.
- MARGALEF, R. 1959. *Mode of evolution of species in relation to their places in ecological succession*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 787-789.
- MASLOV, A. V. 1961. *On the conditions of feeding and mouth parts of mosquito larvae belonging to the Culiseta group*. — Zool. Zh., Moscú, 40: 865-872.

- MATVEYEV, B. S. 1959. *Darwin and the historical method in embryology.* — Proc. XV. int. Congr. Zool., pp. 974-975.
- 1961. *On the dependence of the development of the Vertebrate brain upon the developmental rate of the sense organs and the conditions of existence.* — Zool. Zh. Moscú, 40: 1778-1794.
- MC CUTCHEN, F. H. 1954. *Phylogenetic aspects of respiratory function.* — Evolution, 8: 181-191.
- MELIN, E. 1954. *Growth factor requirements of mycorrhizal Fungi of forest trees.* — Svensk. Bot. Tidskr., 48: 86-94.
- MEUSEL, H. 1951. *Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung des natürlichen Systems der Pflanzen.* — Repert. nov. Spec. Regn. veg. 54: 137-172.
- 1952. *Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mitteleuropäischen Angiospermen-Gattungen.* — Flora, 139: 333-393.
- MEYER-ABICH, A. 1943. *Beiträge zur Theorie der Evolution I.* — Acta Biotheor., Leiden., 7: 1-8.
- 1950. *Idem, II.* — Bibl. Biotheor., 5: 1-206.
- 1955. *Organismen als Holismen.* — Acta Biotheor. Leiden., 11: 85-106.
- MOHR, J. L. 1959. *Ciliates on Crustaceans: the evolution of the order Chondrot richida.* — Proc. XV. int. Congr. Zool., pp. 651-652.
- MOREAU, R. E. 1948. *Ecological isolation in a rich tropical avifauna.* — Anim. Ecology, 17: 113-126.
- NASIMOVITSCH, A. 1961. *Algunos problemas generales y los resultados de aclimatización de los animales terrestres.* — Zool. Zh. Moscú, 40(7): 957-969, (en ruso).
- NIERSTRASZ, H. F. 1935. *L'évolution entrecroisée chez les Crustacés.* — Mém. Mus. roy. Hist. nat., (Bruxelles), série 2, fasc. III, pp. 667-677.
- NIZENCO, A. A. 1961. *El problema de la génesis de los tipos de vegetación.* — Bot. Zh. Moscú, 40(10): 1444-1464, (en ruso).
- NOBLE, E. R. 1959. *The ecology of parasitism.* — Proc. XV. int. Congr. Zool., pp. 654-657.
- OAKLEY, K. P. 1959. *Dating the stages of hominid evolution.* — Proc. XV. int. Congr. Zool., pp. 427-429.
- OPARIN, A. J. 1953. *The origin of life.* New York, 270 pp.
- ORTON, G. L. 1955. *The role of ontogeny in systematics and evolution.* — Evolution, 9: 75-83.
- OVERHAGE, P. S. J. 1959. *Um die ursächliche Erklärung der Hominisation.* — Acta Biotheor., Leiden, Suppl. XII, pp.
- 1962. *Zur Frage einer Evolution der Menschheit während des Eiszeitalters.* — Acta Biotheor. Leiden., 15: 119-160.

- PARDO, R. 1954. *Del origen a la esencia del conocimiento*. B. Aires, pp. 1-115.
- PAVLOVSKY, E. N. 1961. *Tareas de zoología en relación con la decisión de Plenario de KPSS, aceptada el 18 de enero de 1961*. — Zool. Zh. Moscú, 40(9): 1277-1290, (en ruso).
- PLOCHMAN, G. K. 1959. *Darwin or Spencér? Why has Darwin's reputation risen, while that of Herbert Spencer has declined?* — Science, 130: 1452-1456.
- PONTECORVO, G. 1958. *The versatility of heredity*. — Linn. Soc. (Bot.), 56: 116-122.
- POPOV, M. G. 1956. *El problema del origen de las Angiospermas*. — Bot. Zh. Moscú, 41: 768-769, (en ruso).
- POPPER, K. R. 1959. *The logic of scientific discovery*. — London-New York pp. 1-480.
- POTONIÉ, R. 1952. *Paléogéographie, sociogenèse des plantes et évolution*. — Année biol., 28: 227-237.
- POULTON, E. B. 1903. *Suggestions as to the meaning of the shapes and colours of the Membracidae in the struggle for life*. — En: Buckton 1903, pp. 273-285.
- PUYTORAC DE, P. 1959. *Quelques observations sur l'évolution et les origines de Cilies Astomatida*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 649-651.
- RAIGNER VAN BOVEN J. *Étude taxonomique, biologique et biométrique des Darylus du sous-genre Anomma*. — Ann. Mus. Congo Belge 8°, 2: 1-359.
- REICHENBACH, H. 1953. *La filosofía científica*. — B. Aires, pp. 1-299.
- REMANE, A. 1959. *Die Geschichte der Tiere*. — En: Heberer. Die Evolution der Organismen, pp. 340-424.
- RENSCH, B. 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre, die transspezifische Evolution*. Stuttgart, pp. 1-407.
- 1954. *Relation between the Evolution of Central Nervous Functions and the Body size in Animals*. — Evolution as a process, pp. 181-200.
- 1959. *Die phylogenetische Abwandlung der Ontogenese*. — En: Heberer; Die Evolution der Organismen, pp. 103-130.
- 1959. *Die Wirkung ästhetischer Faktoren bei Wirbeltieren*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 851-854.
- RICHARDS, P. W. 1952. *The tropical rain forest*. — An ecological study. Cambridge Univ. Press., pp. I-XVIII, 1-450.
- ROHDENDORF, B. B. 1959. *The main features of phylogenetic relicts*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 1024-1025.
- ROSTAND, J. 1939. *La vida y sus problemas*. — B. Aires, pp. 1-236.
- ROZHKOV, V. L. 1956. *De los conceptos básicos en la genética*. — J. Botan., Moscú, 41: 193-205 (en ruso).

- RUINEN, J. 1953. *Epiphytosis*. — Ann. Bogoriensis, 1: 101-157.
- RUSSELL C. and RUSSELL, W. M. S. 1959. *Human behaviour in an evolutionary setting*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 862-865.
- SAUER, J. 1957. *Recent migration and evolution of the dioecious Amaranths*. — Evolution, 11: 11-31.
- SCHMALHAUSEN, I. I. 1959. *Stabilizing Selection*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 131-133.
- SCHOLANDER, P. G. 1955. *Evolution of climatic adaptation in Homeotherms*. — Evolution, 9: 15-26.
- SCHWANITZ, F. 1959. *Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen*. — En: Heberer, Die Evolution der Organismen, pp. 425-551.
- SEMBRAT, K. 1959. *Hormones and evolution*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 529-531.
- SEVERTZOV, A. N. 1949. *Regularidades morfológicas de la evolución*. — Moscú, pp. 1-536, (en ruso).
- SHANKS, R. E. 1953. *Forest composition and species association in the beech-maple forest region of western Ohio*. — Ecology, 34: 455-466.
- SHAROV, A. G. 1957. *El método ontogenético comparativo y sus aplicaciones en la sistemática y la filogenia*. — Zool. Zh. Moscú, 36: 61-84, (en ruso).
- 1959. *Evolution as the process of ontogeny alteration*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 15-108.
- SILLMAN, L. R. 1955. *The genesis of man*. — Evolution, 9: 94-99.
- SIMPSON, G. G. 1941. *The role of the individual in evolution*. — Wash. Acad. Sci., 31: 1-20.
- 1944. *The principles of classification and a classification of mammals*. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 85: I-XVI, 1-114.
- 1948. *The beginning of the Age of Mammals in South America I*. — Ibídem, 91: 1-232, 19 láminas, 80 figs.
- 1950. *History of the fauna of Latin America*. — Amer. Scient., 38: 361-389.
- 1951. *Horses*, pp. I-X, 1-247, 32 láminas, 34 figs. New York.
- 1953. *The major features of evolution*, pp. I-XII, 1-434, 52 figs. New York.
- 1953. *The Baldwin effect*. — Evolution, 7: 110.
- SINGER R. y MORELLO, J. N. 1960. *Ectotrophic forest mycorrhiza and forest communities*. — Ecology, 41: 349-351.
- SLEUMER, H. 1954. *Die Balanophoraceae Argentinens*. — Bot. Jb., 76: 271-280, 3 láminas.
- SMIT, P. 1962. *Ontogenesis and Phylogenesis*. — Acta Biotheor. Leiden, 15: 1-104.
- SMUTS, J. C. 1936. *Holism and evolution*. — pp. I-XIII, 1-358. London.

- SOCHAVA, V. B. 1946. *Problemas de florogénesis y filocenogénesis del bosque mixto de Manchuria*. — Mater. hist. flora y veget. USSR, 2: 283-320, (en ruso).
- SOROKIN, P. 1955. *Dinámica sociocultural y evolucionismo*. — Sociología del siglo XX, Vol. I, pp. 86-108.
- SPETT, G. I. 1957. *On the relations between the ontogeny and phylogeny in the Arthropods*. — Zool. Zh. Moscú, 36: 85-99, (en ruso).
- SPIILHAUS, A. 1956. *Control of the world environment*. — Geogr. Rev., 46: 451-459.
- STAUFER, R. C. 1959. "On the origin of species". An unpublished version. The uncompleted draft of the longer work establishes new facts about the evolution of Darwin's thought. — Science, 130: 1449-1452.
- STEBBINS, G. L. 1950. *Variation and evolution in plants*, pp. 1643. Columbia Univ. Press.
- 1957. *Regularities of transformation in the flower*. — Evolution, 11: 106-108.
- SUDD, J. H. 1959. *The foraging methods of some Myrmicine ants in Nigeria*. — Proc. XV. int. Congr. Zool., pp. 893-895.
- SUKACHEV, V. N. 1956. *De algunos problemas actuales del estudio de la vegetación*. — Bot. Zh. Leningrado - Moscú, 41: 476-486, (en ruso).
- SVEDELIUS, N. 1921. *Einige Bemerkungen über Generationswechsel und Reduktionsteilung*. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 39: 179-187.
- SYLVESTER-BRADLEY, P. C. 1959. *Iterative evolution in fossil oysters*. — Proc. XV int. Congr. Zool., pp. 193-197.
- SZIDAT, L. 1960. *Modificaciones no hereditarias y hereditarias de la ontogénesis en parásitos, por influencia hormonal del hospedador*. — Acta Prim. Congr. sudamer. Zool., 5: 317-323.
- TAKHTADZHIAN, A. L. 1957. *Adaptación directa o selección natural*. — Bot. Zh. Moscú, 42: 596-609, (en ruso).
- TELHARD DE CHARDIN, P. 1955. *Le phénomène humain*. — Paris, pp. 1-348.
- TOLEDO PIZA, S. 1951. *A agonía do gen*. — An. Esc. Agríc. Quiróz, nº 146.
- 1960. *Genética sem gens*. — Acta Prim. Congr. sudam. Zool., 5: 525-533.
- TOMILIN, A. G. 1954. *Tipos adaptativos del orden Cetacea*. — Zool. Zh. Moscú, 33: 677-692.
- TROLL, C. 1948. *Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel*. — Bericht Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich für das Jahr 1-947, pp. 46-83.

- TRON, E. Zh. 1959. *The transitional anatomic structures in the leaves of the Hippuris vulgaris L. The transition from the aquatic leaves to the aerial ones.* (en ruso, resumen en inglés). — Bot. Zh. Moscú, 44: 591-603, 9 figs.
- TRUEMAN, A. E. 1940. *The meaning of orthogenesis.* — Trans. Geol. Soc. Glasgow, 26: 77-95.
- TUMARKIN, A. 1955. *On the evolution of the auditory conducting apparatus: a new theory based on functional consideration.* — Evolution, 9: 221-243.
- TURRILL, W. B. 1950. *Character combination and distribution in the genus Fritillaria.* — Evolution, 4: 1-6.
- 1958. *The evolution of floras with special references to those of Balcan Peninsula.* — Linn. Soc. (Bot.), 56: 136-152.
- VASSILZENKO, I. T. 1961. *On the relationship of the ontogenesis and phylogenesis in higher plants.* — Bot. Zh., Moscú, 46: 1734-1739.
- VERNADSKY, V. I. 1929. *La biosphère.* Paris.
- WEIGELT, J. 1959. *Palaeontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung.* — En: Heberer, Die Evolution der Organismen, pp. 203-277.
- WOLFF, T. 1959. *Epifauna on certain Decapod Crustacea.* — Proc. XV, int. Congr. Zool., pp. 1059-1060.
- ZIMMERMANN, W. 1959. *Methoden der Phylogenetik.* En: Heberer, Die Evolution der Organismen, pp. 25-102.
- 1960. *Geschichte und Methode der Evolutionsforschung.* — Sonderdr. aus Arbeitstagung zu Fragen der Evolution, 20-24 Okt., 1959, pp. 15-36.
- 1962. *Die Ursachen der Evolution.* — Acta Biotheor. Leiden, 14: 121-206.

L A M I N A S

- Lámina I. 1. *Gnamptogenys* sp. ♂
2. *Ectatoma quadridens* F. ♂
3. *Acanthostichus* sp. ♂
4. *Acanthostichus* obrera. ♀
5. *Thaumatomyrmex zeteki* M. R. Smith, ♀
6. *Pseudomyrmex denticollis* Emery, ♀
7. *Pachycondyla striata* F. Sm. ♀
8. *Neoponera villosa* F. ♀

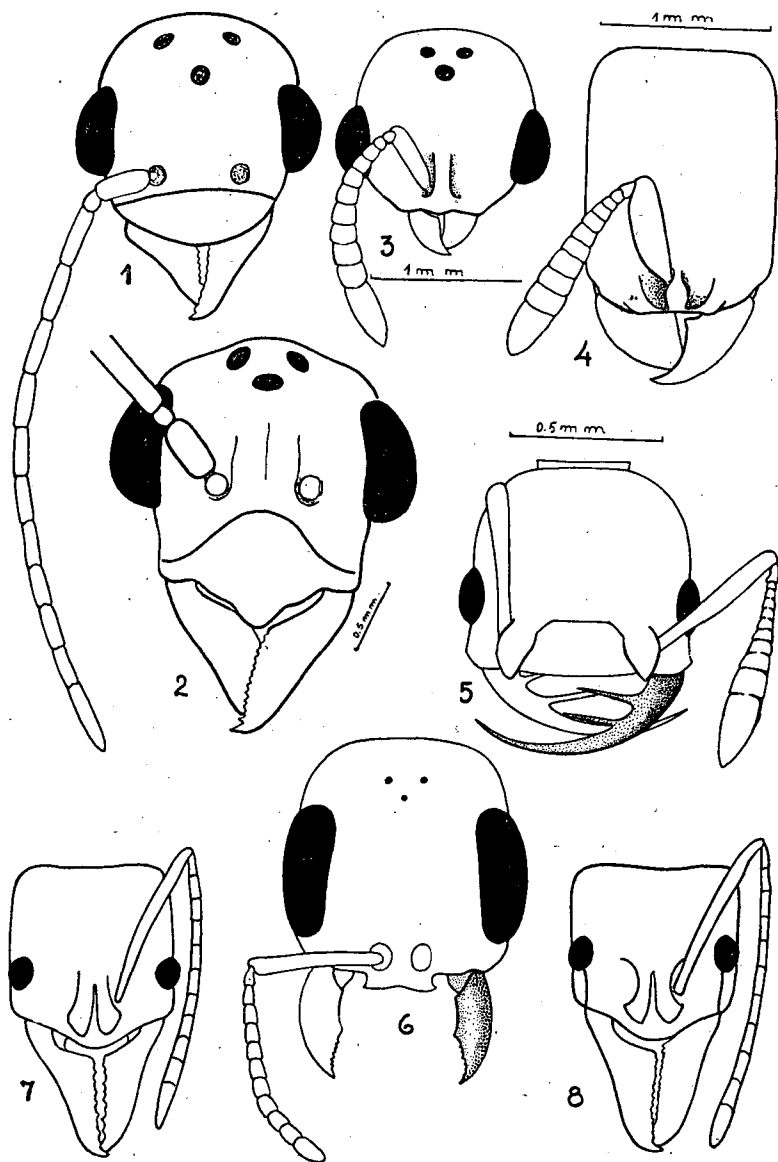


LÁMINA I

- Lámina II. 9. *Cyphomyrmex rimosus cochunae* Kusnezov, obrera.
10. *Cyphomyrmex quebradae* Kusnezov, obrera.
11. *Cyphomyrmex daguerrei vallense* Kusnezov, obrera.
12. *Crematogaster hylerphyes* Kusnezov, ♂.
13. *Paranamyrmex solenopsidis* Kusnezov, ♂.
14. *Paranamyrmex solenopsidis* obrera.
15. *Platythyrea meinerti* Forel, obrera.
16. *Probolomyrmex boliviensis* Mann, obrera.
(según Mann, 1923).
17. *Ephebomyrmex naegelii* Forel ♀.
18. *Dendromyrmex chartifex* F. Sm. ♀.

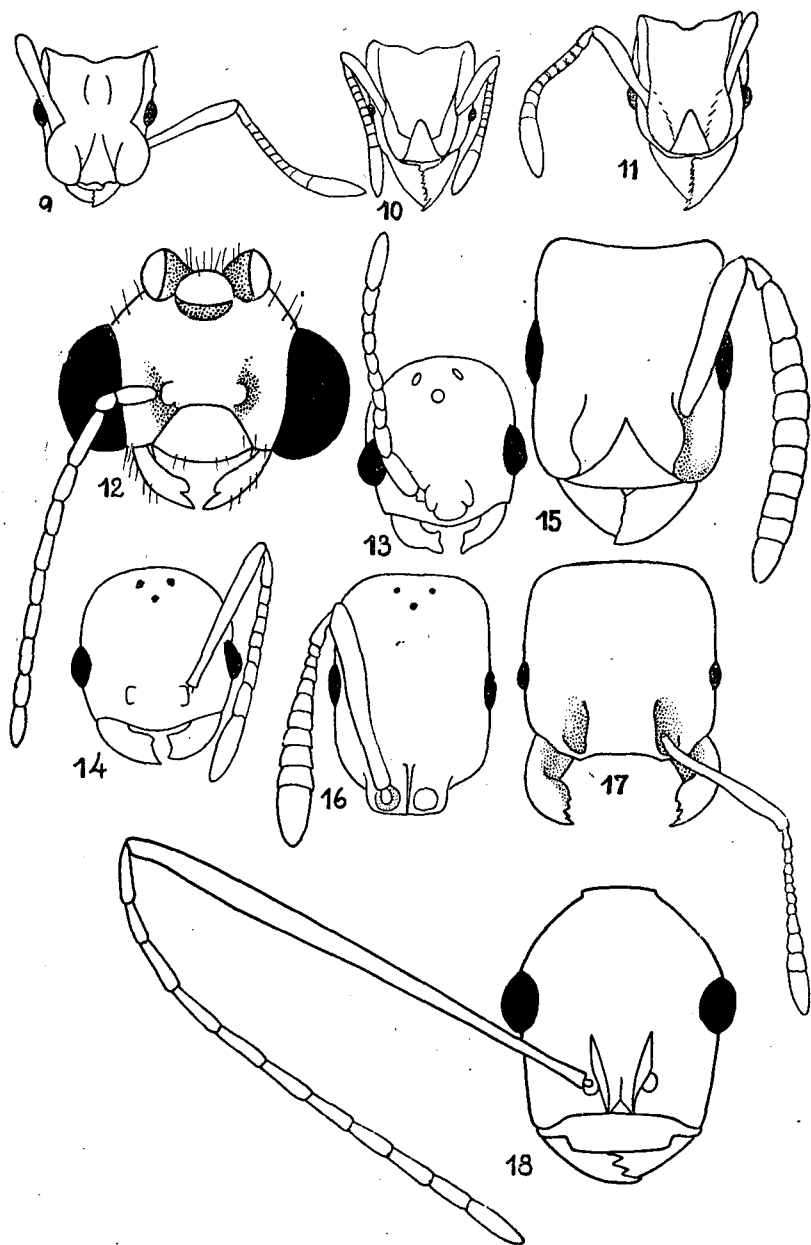


LÁMINA II

- Lámina III. 19. *Dolichoderus bispinosus* Ol. obrera.
20. *Dorymyrmex planidens* Mayr, obrera.
21. *Platythyrea angusta* Forel, obrera.
22. *Dolichoderus abruptus* F. Sm. obrera.
23. *Paraponera clavata* F. Sm. obrera.
24. *Basieros singularis* F. Sm. obrera.
25. *Myrmelachista schachovskoi* Kusnezov, ♀
26. *Cephalotes atratus* L. obrera.
27. *Myrmelachista* sp. obrera.

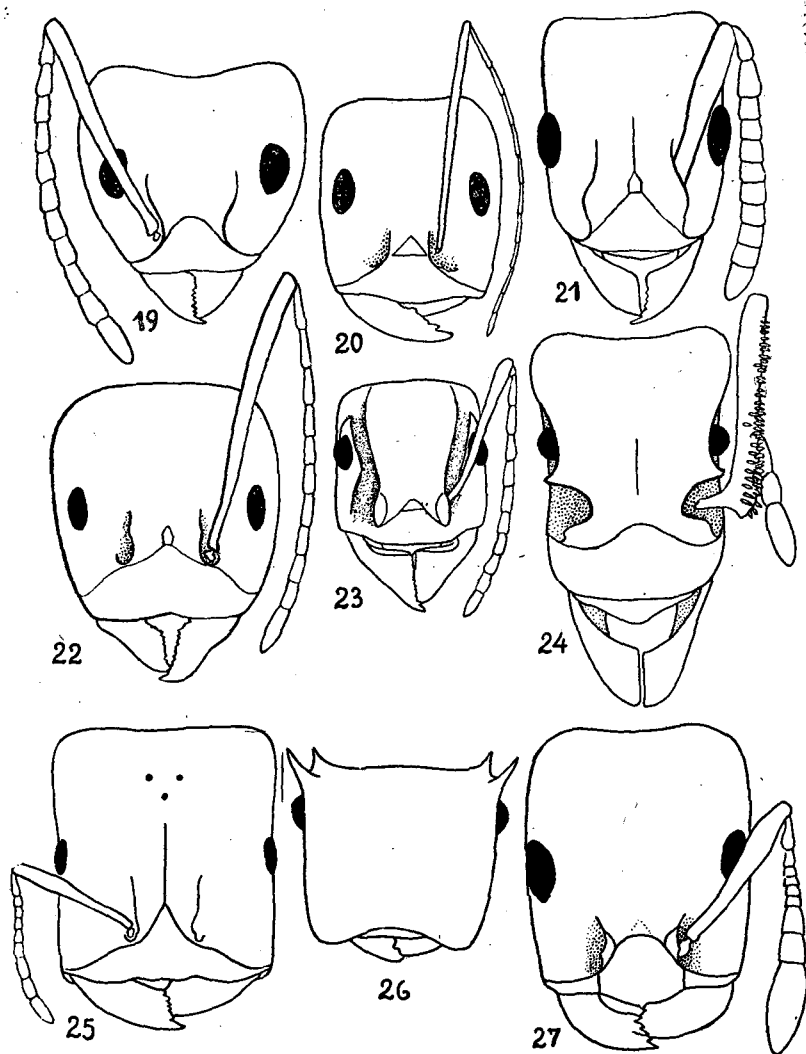


LÁMINA III

- Lámina IV. 28. *Camponotus (Pseudocolobopsis)* sp. obrera maj.
29. *Brachymyrmex physogaster* Kusnezov, obrera.
30. *Gigantiops destructor* F. obrera.
31. *Daceton armigerum* Latr. obrera.
32. *Camponotus chilensis* Spin, obrera maj.
33. *Camponotus chilensis* obrera min.

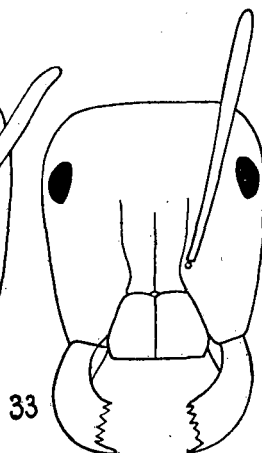
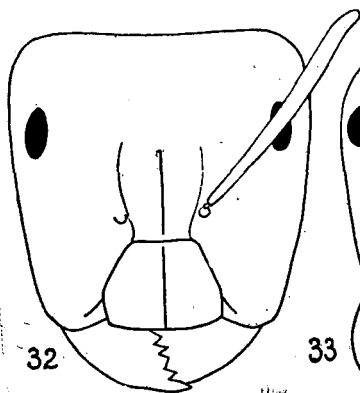
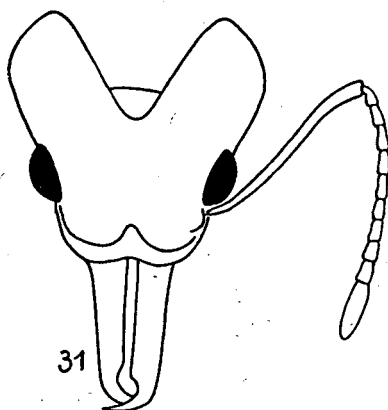
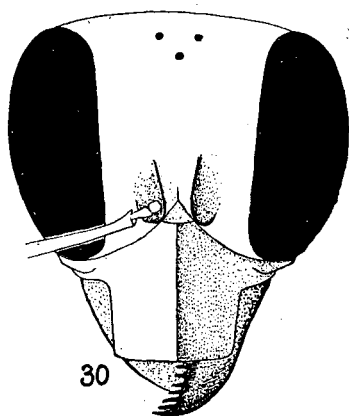
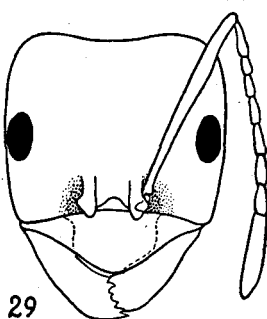
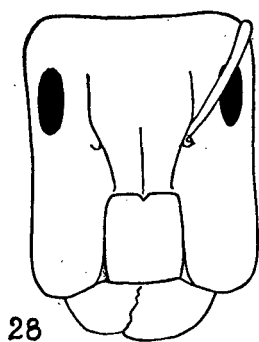


LÁMINA IV

- Lámina V. 34. *Pheidole fimbriata* Rog. soldado.
35. *Pheidole fimbriata* obrera.
36. *Ectatomma quadridens* F. obrera.
37. *Forelomyrmex mayri* Forel, obrera.
38. *Camponotus borellii* Emery, obrera. maj.
39. *Camponotus bonariensis* Mayr, obrera. maj.

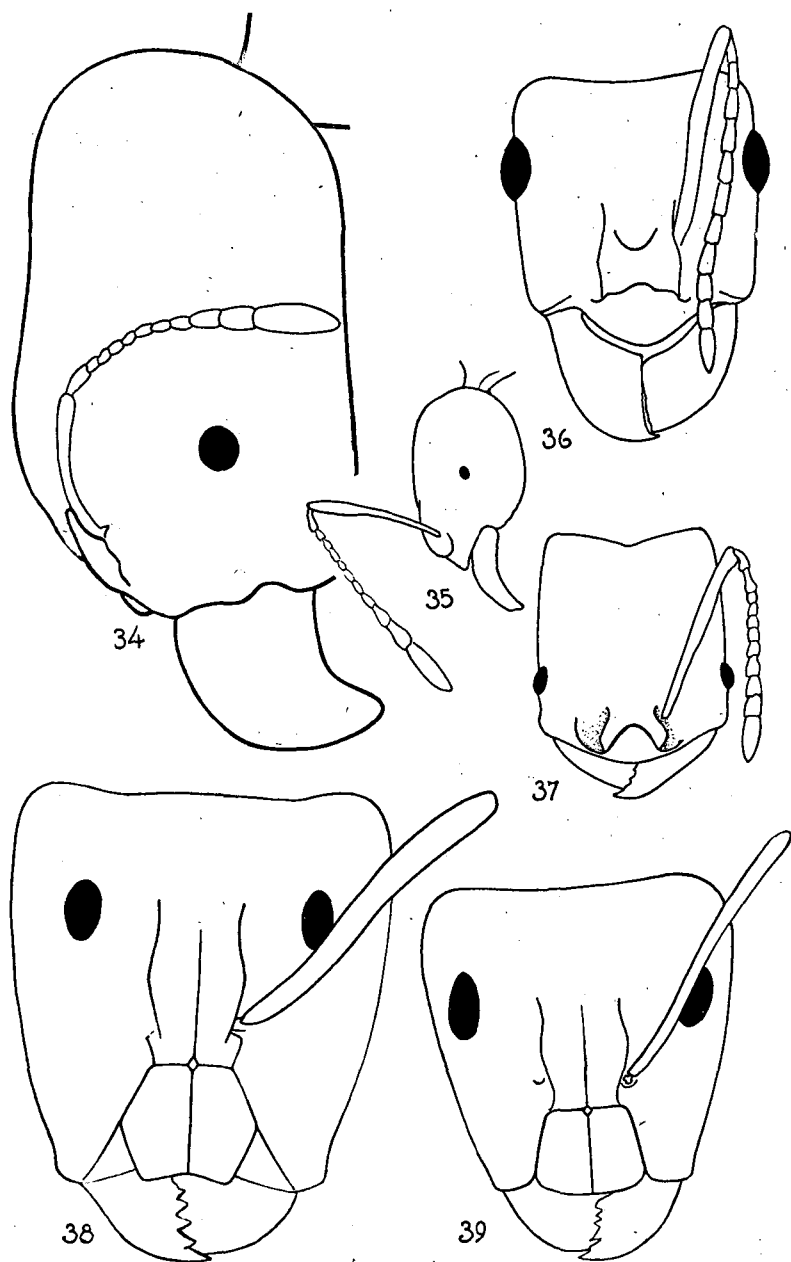


LÁMINA V

Lámina VI.

Antenas.

40. *Elasmopheidole subaberrans* Kusnezov, soldado.
41. *Acanthoponera* sp. ♂
42. *Ericapelta egregia* Kusnezov, ♂³
43. *Paraprimonopelta minima* Kusnezov, ♂
44. *Prionopelta bruchi* Santschi, ♂
45. *Crematogaster* sp. ♂
46. *Eriopheidole symbiotica* Kusnezov, ♀
47. *Eriopheidole symbiotica* ♂
48. *Solenopsis* sp. ♂
49. *Pheidole* sp. ♂
50. *Acanthoponera* sp. ♂

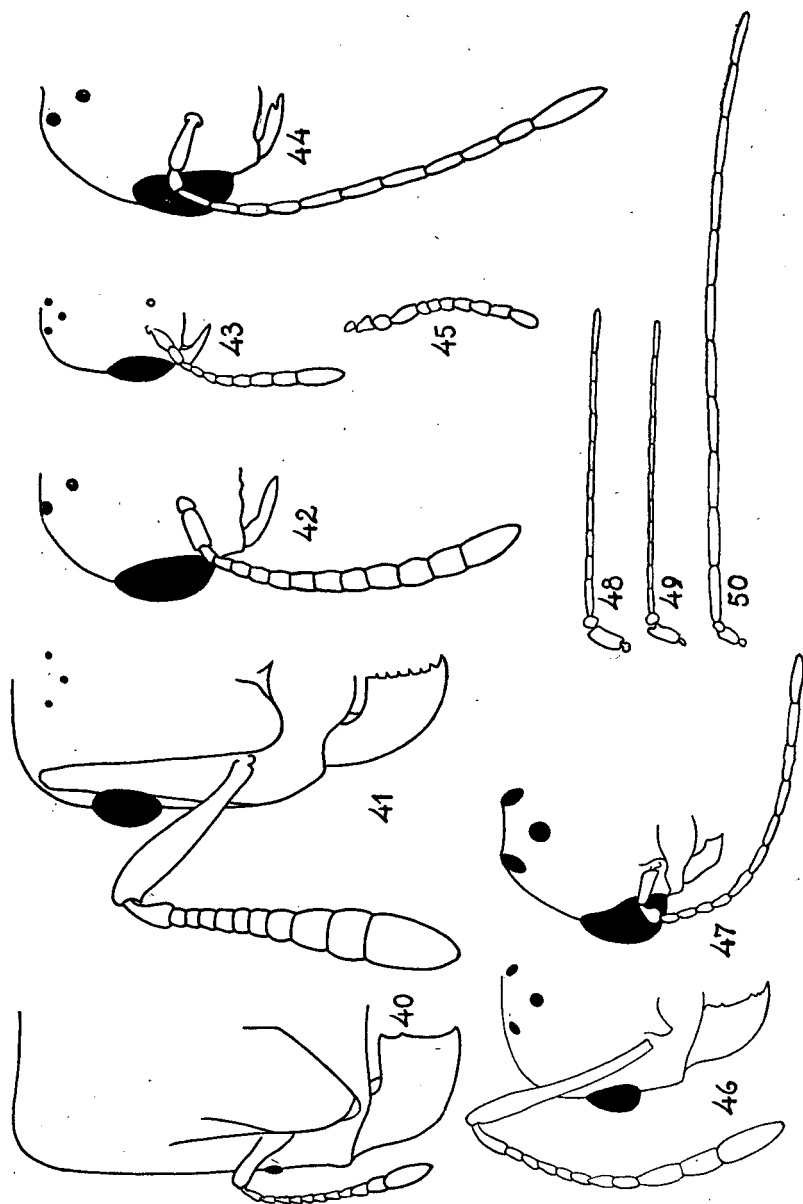


LÁMINA VI

Lámina VII.

Palpos.

51. *Cephalotes atratus* L. obrera.
52. *Solenopsis saevissima* F. Sm. obrera.
53. *Solenopsis granivora* Kusnezov, obrera.
54. *Leptothorax echinatinodis* Forel, obrera.
55. *Lilidris metatarsalis* Kusnezov, ♀
56. *Brachymyrmex physogaster* Kusnezov, obrera.
57. *Dorymyrmex ensifer* Forel, obrera.

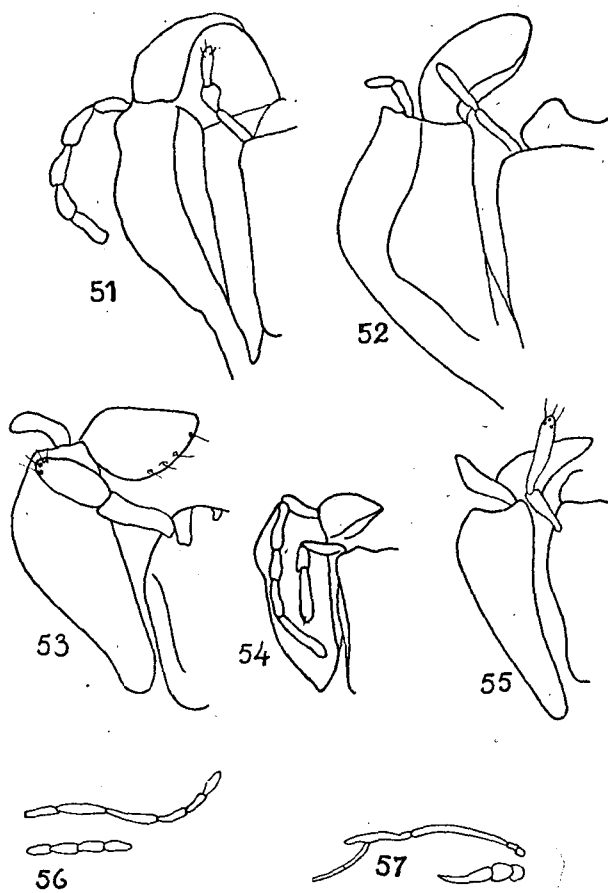


LÁMINA VII

Lámina VIII. 58. *Acanthostichus laticornis* v. *obscuriden* Santschi,
hembra dietadiforme.

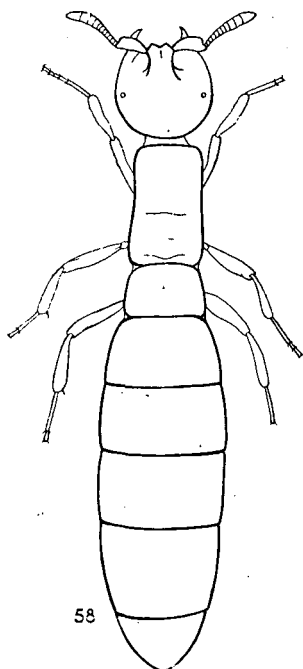


LÁMINA VIII